REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Vol. 26, nº 2. — Mai 1918.

Versuch einer systematischen Morphologie des Gehirns der Vögel

VON

Walter Küenzi
(aus Bern)

Hiezu Tafel 1-7.

Das Ziel der Untersuchung.

Der Ausdruck « *Morphologie des Gehirns der Vögel* » ist hier aufgefasst im eigentlichen Wortsinn als Lehre von der äussern Erscheinung und Form, und gegenübergestellt der Anatomie, der Lehre vom innern, durch Zergliederung festzustellenden Bau eines Tierkörpers oder seiner Teile. Er soll anzeigen, dass die Untersuchung sich ausschliesslich mit der äussern Gestalt des Vogelgehirns befassen will, ohne es zu zerlegen und ohne der funktionellen Bedeutung der einzelnen Abschnitte und Formbesonderheiten nachzugehen, und zwar will sie systematisch-vergleichend vorgehen, d. h. die systematische Formenreihe der Vögel in möglichster Vollständigkeit der Betrachtung unterziehen, die vorhandenen Unterschiede feststellen und zu übersichtlicher Darstellung bringen.

Die Untersuchung muss ein Versuch bleiben, weil es nicht möglich ist, in verhältnismässig kurzer Zeit eine vollständige, mindestens alle Ordnungen und alle hauptsächlichsten Familien umfassende Gehirnsammlung zusammen zu bringen, ge-

schweige denn, sie zu bearbeiten. Nur eine solche aber könnte eine umfassende und auch in den Einzelheiten genaue systematische Morphologie liefern, vor allem auch eine genaue Darstellung der Grössenverhältnisse der einzelnen Gehirnabschnitte. Unser Material umfasst etwa zwei Drittel der rezenten Ordnungen, allerdings in sehr verschieden guter Vertretung; die an ihm gewonnenen Resultate ergeben immerhin die Grundzüge einer vergleichenden Morphologie des Vogelgehirns nach ihren wesentlichen Gesichtspunkten.

Die Untersuchung beschränkt sich streng auf das Gehirn; der Abgang und Verlauf der Gehirnnerven wird nicht berücksichtigt, die Beziehungen zu seiner Umgebung gelangen nur so weit zur Sprache, als sie für das Verständnis der Gestaltung des Gehirns von Bedeutung sind. Auch das Grössenverhältnis zwischen Gehirn und übrigem Körper bleibt von der Betrachtung ausgeschlossen; die wichtigsten Tatsachen in dieser Frage sind bereits seit langem bekannt.

Da das Vogelgehirn fünf morphologisch wohlgetrennte Abschnitte besitzt, passt sich die Untersuchung dieser Eigenschaft an und löst sich öfters in eine sukzessive Betrachtung dieser einzelnen Teile auf, um durch die Nebeneinanderstellung oder die Kombinierung der Einzelresultate ein Gesamtbild zu gewinnen.

Frühere zusammenfassende Darstellungen des hier behandelten Themas fehlen; auf die wichtigsten bisherigen Arbeiten wird im Literaturverzeichnis hingewiesen. Die entwicklungsgeschichtliche Literatur enthält nur sehr wenige für die Beantwortung unserer Fragestellung verwertbare Tatsachen.

Das Material.

A. Systematische Uebersicht. Der ganzen Darstellung soll das System der Vögel von Sharpe zugrunde gelegt werden, das seine *Hand-list of the Genera and Species of Birds* aufstellt. Es bietet für uns den grossen Vorteil einer mehr einreihigen, von den niedrigsten zu den höchsten Formen fortschreitenden An-

ordnung, während das heute gebräuchlichste System von Gadow mehr eine Zusammenfassung zu grösseren Verwandschafts-kreisen anstrebt. Die Nomenklatur folgt für alle ausländischen Arten wie in der Familien- und Ordnungs-Bezeichnung streng der *Hand-list*; für die schweizerischen Arten richtet sie sich dagegen nach derjenigen des *Verzeichnis der schweizerischen Vögel* von Th. Studer und G. von Burg, da auf diese Weise die für uns gebräuchlicheren Artnamen gewahrt bleiben und Bezeichnungen wie *Trypanocorax frugilegus* und *Hylocichla musica* vermieden werden können.

Das Material umfasst 107 Arten, die sich auf 23 Ordnungen und 46 Familien verteilen. Wir führen sie auf nach der Anordnung des Systems Sharpe, wobei wir alle nicht vertretenen Ordnungen, Unterordnungen und Familien weglassen[1]. Die Anführung der Unterfamilien ist für unsere Zwecke nicht notwendig.

Subclassis : **RATITAE**

Ordo : STRUTHIONIFORMES.

Fam. Struthionidae.

Struthio camelus L.

Ordo : CASUARIIFORMES.

Fam. Dromaeidæ.

Dromæus novæ hollandiæ Lath.

Subclassis : **CARINATAE**

Ordo : TINAMIFORMES.

Fam. Tinamidae.

Calopezus elegans d'Orb. et Geoffr.

[1] Nicht vertreten sind folgende z. Teil fossilen Gruppen des Sharpe'schen Systems : Subclassis *Saururæ*. Subclassis *Ratitae :* Ordo *Rheiformes, Dinornithiformes, Aepyornithiformes, Apterygiformes*. Subclassis *Carinatae :* Ordo *Hemipodii. Pterocletiformes. Opisthocomiformes, Colymbiformes, Hesperornithiformes, Sphenisciformes, Procellariiformes, Stereornithes, Gastornithiformes, Ichthyornithiformes, Cathartidiformes, Trogones, Eurylæmiformes, Menuriformes.*

Ordo : GALLIFORMES.

Subordo : **Phasiani.**

Fam. : Phasianidae.

Caccabis saxatilis Wolf et Meyer.
Perdix perdix L.
Tragopan caboti Gould.
Gennaeus melanonotus Blyth.
Phasianus torquatus Gm.
Chrysolophus pictus L.
Gallus (gallus) domesticus L.
Pavo cristatus L.

Fam. Odontophoridae.

Lophortyx californicus Shaw et Nodd.

Ordo : COLUMBIFORMES.

Subordo : **Columbae.**

Fam. Treronidae.

Osmotreron vernans L.
Carpophaga rosacea Temm.

Fam. Columbidae.

Columba (livia) *domestica* L.

Fam. Peristeridae.

Melopelia leucoptera L.
Turtur turtur L.
Geopelia striata L.
Chalcophaps chrysochlora Gould.

Ordo : RALLIFORMES.

Fam. Rallidae.

Aramides cayanea P. L. S. Müll.
Crex crex L.
Gallinula chloropus L.
Gallinula angulata Sundev.
Porphyrio porphyrio L.
Porphyrio calvus V.
Fulica atra L.

Ordo: PODICIPEDIFORMES.

Fam. Podicipedidae.

Podiceps fluviatilis L.

Ordo: ALCIFORMES.

Fam. Alcidae.

Alca torda L.

Ordo: LARIFORMES.

Fam. Laridae.

Larus ridibundus L.

Ordo: CHARADRIIFORMES.

Subordo: **Charadrii**.

Fam. Charadriidae.

Charadrius apricarius L.
Tringa subarquata Güldenst.
Scolopax rusticola L.

Ordo: GRUIFORMES.

Subordo: **Grues**.

Fam. Gruidae.

Anthropoides virgo L.

Ordo: ARDEIFORMES.

Subordo: **Plataleae**.

Fam. Ibididae.

Ibis molucca L.

Subordo: **Ciconiae**.

Fam. Ciconiidae.

Ciconia nigra L.

Subordo: **Ardeae**.

Fam. Ardeidae.

Ardea cinerea L.
Florida coerulea L.

Ordo: PHOENICOPTERIFORMES.

Fam. Phoenicopteridae.

Phoenicopterus roseus Pall.

Ordo : ANSERIFORMES.

Fam. Anatidae.

Anser (anser) *domesticus* L.
Anser brachyrhynchus Baill.
Chloëphaga magellanica Gm.
Tadorna tadorna L.
Chaulelasmus streperus L.
Netta rufina Pall.
Oedemia nigra L.
Mergus albellus L.

Ordo : PELECANIFORMES.

Fam. Sulidae.

Sula bassana L.

Fam. Pelecanidae.

Pelecanus crispus Bruch.

Ordo : ACCIPITRIFORMES.

Subordo : Accipitres.

Fam. Falconidae.

Accipiter nisus L.
Buteo buteo L.
Pernis apivorus L.
Cerchneis tinnunculus L.

Ordo : STRIGIFORMES.

Fam. Bubonidae.

Asio otus L.
Bubo turcomanus Eversm.
Syrnium aluco L.
Athene noctua Scop.

Fam. Strigidae.

Strix flammea L.

Ordo : PSITTACIFORMES.

Fam. Loriidae.

Lorius flavopalliatus Salvad.

Fam. Cacatuidae.

Cacatua sulfurea Gm.

Cacatua moluccensis Gm.

Fam. Psittacidae.

Conurus cactorum Kuhl.

Eclectus pectoralis P. L. S. Müll.

Tanygnathus muelleri Temm.

Melopsittacus undulatus Shaw.

Ordo: CORACIIFORMES.

Subordo: **Halcyones.**

Fam. Halcyonidae.

Alcedo ispida L.

Subordo: **Bucerotes.**

Fam. Bucerotidae.

Anthracoceros convexus Temm.

Subordo: **Upupae.**

Fam. Upupidae.

Upupa epops L.

Subordo: **Cypseli.**

Fam. Cypselidae.

Micropus apus L.

Ordo: COCCYGES.

Subordo: **Cuculi.**

Fam. Cuculidae.

Cuculus canorus L.

Eudynamis honorata L.

Ordo: SCANSORES.

Subordo: **Rhamphastides.**

Fam. Rhamphastidae.

Rhamphastus discolorus L.

Selenidera maculirostris Licht.

Ordo: PICIFORMES.

Subordo: **Pici.**

Fam. Picidae.

Picus viridis L.

Dryocopus martius L.

Ordo: PASSERIFORMES.

Subordo: Mesomyodi.

Fam. Tyrannidae.

Megarhynchus pitangua L.

Subordo: Acromyodi.

Fam. Hirundinidae.

Delichon urbica L.
Hirundo rustica L.

Fam. Cinclidae.

Cinclus cinclus L.

Fam. Turdidae.

Turdus merula L.
Turdus musicus L.
Phoenicurus phoenicurus L.
Copsychus saularis L.
Saxicola oenanthe L.

Fam. Ampelidae.

Ampelis garrulus L.

Fam. Laniidae.

Lanius excubitor L.

Fam. Motacillidae.

Motacilla alba L.

Fam. Fringillidae.

Chloris chloris L.
Cyanocompsa cyanea L.
Fringilla coelebs L.
Carduelis carduelis L.
Passer montanus L.
Passer domesticus L.
Serinus canarius L.
Emberiza citrinella L.
Miliaria miliaria L.
Paroaria larvata Bodd.

Fam. TANAGRIDAE.

Rhamphocoelus brasilius L.

Tachyphonus rufus Bodd.

Fam. PLOCEIDAE.

Munia orizivora L.

Foudia madagascariensis L.

Fam. STURNIDAE.

Sturnus vulgaris L.

Fam. CORVIDAE.

Corvus frugilegus L.

Corvus corone L.

Coloeus monedula L.

Pica pica L.

Urocissa occipitalis Blyth.

Garrulus glandarius L.

Etwa ein Drittel der Arten ist doppelt vertreten, ungefähr zehn Arten durch drei und mehr, *Melopsittacus undulatus* durch 13 Gehirne. Ferner sind acht Arten ausser in erwachsenen auch in jungen Individuen vorhanden, sechs Arten in männlichen und weiblichen Vertretern.

Im ganzen wurden rund 200 Gehirne präpariert und untersucht, unter denen eine sorgfältige Auswahl getroffen werden konnte. Vier durch nur je ein Exemplar vertretene Arten wurden wegen stärkerer Beschädigung einzelner Teile des Gehirns von der eigentlichen Betrachtung ausgeschlossen; es betrifft dies *Columba palumbus* L., *Larus argentatus* Gm., *Falco subbuteo* L., *Phoenicurus titys* Bechst. Ihre Gehirne lassen gleichwohl klar erkennen, dass sie sich in unbeschädigtem Zustande durchaus den andern Arten einordnen und die an ihnen gewonnenen Resultate bestätigen würden.

B. *Präparation.* Ganz frische Gehirne werden sogleich vollständig freipräpariert. An etwas älteren Köpfen, d. h. im Sommer höchstens 2-3, im Winter 4-5 Tage alten, nimmt man die Schädeldecke ab und legt Gross- und Kleinhirn auch an ihren

Seitenflächen vollständig frei; dann bringt man sie für 2 bis 14 Tage in Formalin und löst erst nach erfolgter Härtung die Ventralseite mit dem Chiasma der Optici und der Hypophyse aus dem Schädel. Es lassen sich unter Umständen auch aus bereits stark riechenden Köpfen noch morphologisch durchaus brauchbare Präparate gewinnen, wenn man sie in toto für einen bis mehrere Monate in starkes Formalin einlegt.

Zur Freilegung des Gehirns sind folgende zwei Wege die bequemsten: Entweder man öffnet den Rückenmarkskanal, legt das Rückenmark frei und schreitet nach vorn über das Kleinhirn zum Grosshirn fort, um zuletzt die Ventralseite des Gehirns vom Schädel loszulösen. Oder man beginnt mit der Oeffnung des Schädels in der Occipitalregion, zu beiden Seiten des meist durchscheinenden oder im Schädel nachgebildeten Kleinhirns, dringt, dem Knochen folgend, zwischen die Hemisphären und die Mittelhirnhügel ein, deckt sodann Grosshirn, Kleinhirn und Rückenmark ab und folgt diesem über das verlängerte Mark nach vorn zum Zwischenhirn. Bei der Loslösung der Hirnhäute ist an den Lobi olfactorii, am Chiasma nervorum opticorum, der Hypophyse und am Kleinhirn in der Gegend der Epiphyse und der Flocculi besondere Sorgfalt geboten, da diese Teile sich leicht vom Gehirn ablösen.

Die Instrumente passt man der Grösse und Konsistenz des Gehirns und des Schädels an. Für sehr starke Schädel (Strausse, Flamingos, Pelikane, *Sulidae*) benutzt man starke Knochenscheren und Knochensägen. Dann aber gilt ganz besonders das Gebot äusserster Vorsicht und Sorgfalt bei der Präparation, denn das Vogelgehirn ist von allen Wirbeltiergehirnen weitaus am engsten von der Schädelkapsel umschlossen, die man am besten nur Stück für Stück ablöst.

C. *Konservierung.* Als Fixierungs- und Konservierungsmittel ist vor allem Formaldehyd zu empfehlen; in der Regel genügt ein Gemisch von 1 Teil der käuflichen 40prozentigen Lösung (« Formol » oder « Formalin ») mit 9 Teilen Wasser, das als 4prozentiger Formaldehyd zu bezeichnen ist. Für nicht mehr frische Gehirne steigert man die Konzentration bis auf

acht Prozent. Die Lösung muss von Zeit zu Zeit erneuert werden.

Alkohol hat den Nachteil, dass er die Gehirne brüchig macht und zudem in stärkerem oder schwächerem Grade schrumpfen lässt; beides unterbleibt bei Formaldehyd-Konservierung.

Das gesamte Material ist nach einheitlichen Regeln in Formaldehyd konserviert, ausgenommen vier mit Alkohol behandelte Arten, die nicht frisch erhältlich waren: *Calopezus elegans, Porphyrio porphyrio, Gallinula angulata, Alca torda.* Da genaue Messungen und Vergleichungen erwiesen, dass die Alkohol-Schrumpfung eine sehr gleichmässige war und die relativen Werte nicht oder nur minimal beeinflusst sind, konnten auch diese Gehirne in die Betrachtung aufgenommen werden.

Zum Schutz gegen die lästige Reizung der Konjunktiva durch die Formaldehyd-Dämpfe sei eine Schutzbrille empfohlen.

Sämtliche in der Untersuchung erwähnten Präparate und die Messungsresultate bewahrt das Naturhistorische Museum in Bern auf.

Die Untersuchungsmethode.

A. *Kurze Beschreibung des Gehirns.* Für unsere rein morphologische Untersuchung vermeiden wir alle Bezeichnungen von mehr funktioneller Bedeutung wie Lobi optici, Thalamencephalon u. ä. und benennen die fünf Hauptabschnitte des Gehirns nach folgender einheitlicher Terminologie:

Vorderhirn	(Grosshirn)
Zwischenhirn	
Mittelhirn	
Hinterhirn	(Kleinhirn)
Nachhirn	(Verlängertes Mark).

Die Dorsalseite des Gehirns[1] lässt das Vorderhirn als den umfangreichsten Gehirnabschnitt erkennen, dessen mächtige

[1] Vgl. für das Folgende Fig. 1-3.

Hemisphären das Zwischenhirn vollständig, das Mittelhirn teilweise oder ganz bedecken. Sie zeigen niemals Windungen, dagegen meistens eine Furche in der medianen Randzone und einen von ihr abgegrenzten Wulst, die beide im einzelnen verschieden verlaufen können. Die Riechlappen (Lobi olfactorii) sind schwach ausgebildet und, da die Ansatzstelle stets auf der Ventralseite liegt, von oben nur in den vordern Teilen oder gar nicht sichtbar. Der Hinterrand der Hemisphären ist median eingezogen und bildet eine Bucht, in die sich mit seinem obern Teile keilförmig das Hinterhirn einschiebt; an seinem vordersten Ende liegt, in die Hirnhäute eingebettet, die Epiphysis, die durch die starke Entwicklung des Vorderhirns nach hinten an diese Stelle geschoben wurde. Das Kleinhirn besteht aus dem mittleren, kräftigen und stark gefalteten Vermis und zwei seitlichen, mehr oder weniger zurückgebogenen Vorsprüngen, den Flocculi. Es sitzt dem verlängerten Mark auf, das sich unmittelbar hinter dem Kleinhirn auf weniger als die Hälfte seines Umfangs verengert und deshalb von oben unsichtbar bleibt.

Die Ventralseite, Meckels « Grundfläche des Gehirns », zeigt, in der Längsrichtung aufeinanderfolgend, die Ventralfläche des Grosshirns, das Zwischenhirn und das Nachhirn, während die beiden Hügel des Mittelhirns seitlich dem Zwischenhirn und dem Nachhirn sich anfügen. Die Hemisphären erscheinen auch hier als der mächtigste Abschnitt; sie tragen mehr oder weniger terminal die kleinen Lobi olfactorii. Im vordern Teil des Zwischenhirns entspringen, in verschiedenen Winkeln auseinanderweichend, die beiden Sehnerven; nahe an ihrer Kreuzungsstelle, nach hinten abgehend, finden wir die Hypophyse als sackartiges Gebilde von verschiedener Grösse. Die beiden Hügel des Mittelhirns haben ihre grösste Breite meist nahe am Zwischenhirn; ihre Längsaxe bildet mit der des Zwischenhirns einen recht verschiedenen Winkel. Diesem entspricht der Anteil, den die Mittelhirnhügel an der seitlichen Begrenzung des Nachhirns haben. Das Nachhirn, vorn ans Zwischenhirn anstossend und daselbst zu einem kleinen Teil von der Hypophy-

sis bedeckt, verengert sich hinten meist plötzlich zum eigentlichen Rückenmark. Unmittelbar hinter dieser Verengerung, oft fast direkt an ihr, enspringt das erste Spinalnervenpaar.

Die Betrachtung des Gehirns von der Seitenfläche her lässt alle Abschnitte zugleich überblicken und ihre gegenseitige Lagerung in Bezug auf die Längs- und Vertikalaxe des Gehirns feststellen, vor allem die seitliche, zugleich nach oben und unten greifende Stellung der beiden Mittelhirnhügel.

B. *Herleitung der Methode.* Es ist bekannt, dass sich die Klasse der Vögel durch grosse Einheitlichkeit in den wesentlichen Zügen des äussern Habitus und des innern Baues auszeichnet, bei einer immensen Mannigfaltigkeit kleiner Formunterschiede in den einzelnen Gruppen. Darauf beruhen ja die Mühsale der Vogelsystematik.

Die gleiche Tatsache beherrscht auch die Gestaltung des Gehirns in den verschiedenen Ordnungen und Familien. Der Grundplan ist überall streng derselbe, die Unterschiede sind von Gruppe zu Gruppe gering ; das Gehirn der Strausse ist von dem der höchststehenden Vögel, der Papageien und Singvögel, unvergleichlich weniger verschieden als etwa das eines Nagetiers von dem des Menschen.

Wir trennen für die Untersuchung, vielleicht etwas gewaltsam aber im Interesse einer klaren Darstellung und des praktischen Vorgehens, Grösse, Lagerung und Form der einzelnen Gehirnabschnitte. Alle drei Faktoren zeigen für die einzelnen Vogelgehirne mehr oder weniger bedeutsame Differenzen. Als besonders wichtig, ja als ausschlaggebend für die ganze Morphologie haben zu gelten die Unterschiede in der relativen Grösse. Sie bedingen die gegenseitige Lagerung der fünf Gehirnteile in ihrem Wechsel, bedingen aber auch, neben der Grösse des Auges und einigen sekundären Momenten, die Formunterschiede der verschiedenen Gruppen. Eine Zunahme der relativen Grösse des Vorderhirns ändert seine eigene Form wie die der andern vier Teile in bestimmtem Maasse, zugleich aber auch die gegenseitige Lagerung aller fünf Abschnitte.

Demnach ist es die erste und wichtigste Aufgabe der Unter-

suchung, durch eine genaue Messung der Gehirne die Grössenunterschiede zahlenmässig festzulegen; nur dadurch ist eine zuverlässige Vergleichung der Ordnungen und Familien zu erreichen.

Die zweite Aufgabe fordert, auf Grund der so gewonnenen Resultate, eine Darstellung der Lagerungsverhältnisse der fünf Gehirnabschnitte.

Eine dritte Aufgabe bildet die Untersuchung und Gruppierung der wichtigeren Formenunterschiede bei den einzelnen Vertretern der Vogelreihe.

C. *Art und Weise der Messungen.* Die Messungen wurden auf einfachste Weise mit dem Zirkel vorgenommen. Feinere Messungsverfahren verbieten sich von selbst im Hinblick auf die zahlreichen Fehlerquellen, deren wichtigste sind: die möglicherweise ungleiche Wirkung der Fixierung und Konservierung; der Einfluss jeder, auch der leichtesten Beschädigung; vor allem aber die unscharfen Trennungslinien der Gehirnabschnitte an der Ventralseite, die dem subjektiven Urteil des Messenden einen bestimmten Spielraum gewähren, besonders da diese Trennungslinien in verschiedenen Familien verschiedenartig sich ausprägen (feine Linien bis ziemlich breite Bänder). Die Fehlerquellen gebieten also sogar, in Rücksicht auf die Vergleichung der Maasse, eine etwas freiere Behandlung der Messung. Die erzielten Resultate können durchaus befriedigen; die in der Regel befolgte Genauigkeit auf $^{1}/_{4}$ mm hätte auch mit feineren Verfahren kaum überboten werden können.

Folgende Maasse wurden angewendet:

Grösste Länge, Grösste Breite, Grösste Höhe — des Gehirns bezw. des Gehirnabschnitts, alle senkrecht zueinander orientiert.

Als Grundlage der Orientierung dienten die Maasse des Ganzhirns, die folgendermassen fixiert wurden:

Länge des Gehirns — Vom frontalsten Ende der Hemisphären (mit Ausschluss der Lobi olfactorii) bis zum ersten Spinalnervenpaar.

Breite des Gehirns — Grösste Breite in der hintern Partie der Hemisphären.

Höhe des Gehirns — Von der Scheitelregion der Hemisphären bis zur Trennungsstelle der beiden Optici.

Da es sich für uns um die äussere Form des Gehirns und der Gehirnabschnitte handelt, sind unsere Maasse Maasse der äussern Form, nicht die möglicherweise anders orientierten Maasse der ganzen Organe. Daher wurden sie für die Einzelabschnitte orientiert nach deren sich aus dem Oberflächenumriss ergebenden Axen, und ihre Richtung wurde nach Möglichkeit in Uebereinstimmung gebracht mit der Richtung der Maasse für das ganze Gehirn. Das liess sich gut durchführen für das Vorderhirn, das Zwischenhirn und das Nachhirn; eine andere Orientierung verlangten dagegen die Maasse für das Mittelhirn und das Kleinhirn. Die beiden Hügel des Mittelhirns sitzen in ihrer Längsrichtung schräg zu der Längsaxe des Ganzhirns und ebenso sind sie gegenüber der Vertikalaxe des Gehirns schräg gelagert. Die Maasse für das Mittelhirn, orientiert nach seinen Axen, liegen deshalb alle schräg zu denen des ganzen Gehirns. Für das Kleinhirn fällt wohl die Richtung der Queraxe und damit die der Breite in die des Gehirns, dagegen ist seine Längsaxe gegenüber der des Gehirns vertikal verschoben, so dass sie und die Vertikalaxe und die entsprechenden Maasse gegenuber denen des Gehirns schräg gestellt sind.

Zur Kenntnisnahme der einzelnen Maasse dienen die schematischen Figuren 1 bis 4.

Die Orientierung der aus später zu erwähnenden Gründen ebenfalls genommenen Maasse des Auges geschah wiederum in Anlehnung an die Axen dieses Organs:

Länge des Auges — Optische Axe, bezw.: Von der Stelle der höchsten Wölbung der Cornea bis zur höchsten Wölbungsstelle der Augenrückseite.

Breite des Auges — Senkrecht dazu in der Horizontalen.

Höhe des Auges — Senkrecht dazu in der Vertikalen.

D. *Vergleichung der Messungsergebnisse.* Die so gewonnenen Messungsergebnisse lassen sich natürlich für die verschiedenen Gruppen nicht ohne weiteres vergleichen. Es ist ein Weg aufzusuchen, der auf möglichst einfache Weise relative Werte, Indizes, für die fünf Abschnitte des Gehirns zu berechnen erlaubt, die dann für sämtliche Arten, Familien und Ordnungen verglichen werden können. Dabei kommt es für uns nicht so sehr auf das genaue Verhältnis der Gehirnteile zueinander, vielmehr vor allem auf die Unterschiede des gleichen Abschnitts bei verschiedenen Arten und Gruppen an, also auf die systematische Vergleichung der einzelnen Abschnitte. Ferner sind, da wir uns mit der äussern Erscheinung, der Oberfläche des Gehirns, beschäftigen und es nicht zergliedern, nicht Volumverhältnis und Gewicht für uns die Hauptsache, sondern der Anteil eines Abschnitts an der äussern Gehirnfläche.

Aus diesen Ueberlegungen und nach vielfachen Versuchen in verschiedener Richtung wurde folgendes Verfahren gewählt. Für jeden Gehirnabschnitt wird durch Multiplikation seiner Länge mit seiner Breite seine Fläche berechnet, und diese wird ausgedrückt in Prozenten der in gleicher Weise berechneten Fläche des ganzen Gehirns.

Wenn also :

E = Fläche des Gehirns (G) dann ist : Index G = 100

V = » » Vorderhirns (V) » $V = \frac{V \cdot 100}{E}$

Z = » » Zwischenhirns (IV) » $IV = \frac{Z \cdot 100}{E}$

M = » » Mittelhirns (III) » $III = \frac{M \cdot 100}{E}$

H = » » Hinterhirns (II) » $II = \frac{H \cdot 100}{E}$

N = » » Nachhirns (I) » $I = \frac{N \cdot 100}{E}$

Wir geben als einfaches Beispiel die Zahlen für

Struthio camelus[1]:

	G	V	IV	III	II	I
Länge	74	43	17	20	36	35
Breite	55	27,5	22	12	32	24
Fläche	4070	1182,5	374	240	1152	840
Index	100	58	9	11	28	21

Die Indizes werden stets in ganzen Zahlen ausgedrückt; Werte über oder unter 0,5 werden in üblicher Weise auf- resp. abgerundet. Der Index des Vorderhirns wird der Einfachheit halber zunächst für eine Hemisphäre berechnet, weshalb als Vorderhirnbreite stets der halbe Wert der gesamten Hirnbreite eingesetzt wird; vor der Aufrundung bei ber Indexberechnung wird die erhaltene Zahl verdoppelt. Ebenso wird verfahren bei der Berechnung des Mittelhirn-Index; es werden Länge und Breite eines Hügels eingesetzt und vor der letzten Aufrundung wird die Verdoppelung vorgenommen.

Selbstverständlich geben diese Indizes kein naturgetreues Bild der gegenseitigen Grössenverhältnisse der fünf Gehirnabschnitte, auch nicht der Oberflächenverhältnisse. Einmal können die Umrisslinien innerhalb der maximalen Länge und Breite noch stark variieren; dann kommen die Wölbungen nicht zum Ausdruck, die allen Abschnitten in stärkerem oder schwächerem Grade zukommen; endlich hat das Grosshirn eine dorsale und eine ventrale Oberfläche, kommt also bei unserer Berechnungsart von vornherein stark zu kurz. Wir haben aber bereits hervorgehoben, dass nicht die Ermittlung des genauen Grössenverhältnisses der Gehirnteile untereinander, sondern deren systematische Vergleichung unsere eigentliche Aufgabe bildet. Ein Eingehen auf die mit unsern Flächenindizes gewonnenen Resultate zeigt, dass sie dieser Aufgabe völlig zu genügen vermögen und recht klar und übersichtlich die Unterschiede von Art zu Art, von Familie zu Familie, von Ordnung zu Ordnung anzeigen. Es rechtfertigt sich dieses überaus einfache Verfahren also

[1] Maasse in mm.

von selbst; auch komplizierte Berechnungen des Volumens oder genaue Wägungen, die überdies mit enormen technischen Schwierigkeiten verbunden wären, könnten kaum für unsere Zwecke wesentlich mehr leisten.

Danach ist zu betonen, dass in allen gegebenen Tabellen die eigentlichen Ergebnisse in den Vertikalreihen, nicht in den Horizontalreihen zu suchen sind, ferner, dass der Ausdruck « Grösse » (eines Hirnteils) von uns stets für die Grösse der Oberfläche, für den Anteil an der gesamten Gehirnfläche gebraucht wird, den wir uns durch unsere Indizes repräsentiert denken.

Aeltere Autoren, wie Leuret und Serres, haben viel Gewicht gelegt auf die Berechnung der Verhältniszahlen der Durchmesser, also auf Längen-Breiten und auf Längen-Höhen-Indizes, und Ordnungsfolgen nach ihnen aufgestellt. Nach unserer Ansicht ist der Wert dieses Verfahrens für die Ermittlung der Entwicklungsprinzipien der Formen des Vogelgehirns gering; Länge, Breite und Höhe sind nach unsern Ergebnissen Charaktere recht labiler Art, die keine bestimmt gerichtete Entwicklung durchmachen.

Bumms Wägungsmethode ist von unserer Messungsweise prinzipiell verschieden; er untersucht nur das Verhältnis zwischen Grosshirngewicht und Gewicht des übrigen Gehirns, bei 17 Arten. Bumm selbst weist auf die « leider nicht eliminierbare » Hauptfehlerquelle seiner Methode hin: Mittelhirn und Kleinhirn sind in ihrer Grösse vom Vorderhirn durchaus unabhängig, bei verschiedenen Gruppen sehr verschieden gross, seine « Vergleichseinheit » also auch relativ sehr ungleichwertig. Für unsere Untersuchung aller Gehirnabschnitte konnten Wägungsmethoden schon deswegen nicht in Frage kommen, weil es wohl gelingt, Grosshirn und Kleinhirn annähernd gleichmässig vom übrigen Gehirn zu lösen, aber unmöglich ist, Zwischen-, Mittel- und Nachhirn in konstanter Weise zu trennen. Bumms Resultate, die wir zu Vergleichszwecken anführen möchten, sind in der folgenden kleinen Tabelle vereinigt:

Es verhält sich :	das Gewicht des Grosshirns		zu dem des übrigen Gehirns
bei den Singvögeln	2,79	:	1
» » Spechten	2,77	:	1
» » Papageien	2,08	:	1
» » Schwimmvögeln	1,94	:	1
» » Sumpfvögeln	1,75	:	1
» » Raubvögeln	1,61	:	1
» » Hühnervögeln	1,12	:	1
» » Tauben	0,95	:	1
» » Laufvögeln	—		—

Die erwähnte Hauptfehlerquelle hat besonders den Grosshirnwert der Tauben intensiv beeinflusst.

Die Grössenverhältnisse.

Da die Darstellung unserer Resultate sich aufbaut auf einer Anreihung und Vergleichung der Flächenindizes, also auf einem Zahlenmaterial, müssen zur Vermeidung von Missverständnissen einige Vorbehalte vorausgeschickt werden. Erstens ist die Bedingtheit dieses Zahlenmaterials zu betonen, das in hohem Grade beeinflusst ist von der Anzahl der vorhandenen Vertreter; auch von der Präparation und der Konservierung sind die Werte unter Umständen abhängig. Die Resultate können daher durch weitere Untersuchugen, besonders in den Einzelheiten, stark modifiziert werden; der Nachdruck wird besonders auf die prinzipiellen Ergebnisse gelegt.

Zweitens bedarf die Verwendung der Zahl überhaupt einer Stellungnahme. Die Zahl ist für uns durchaus nur Mittel, nicht Selbstzweck; wir verwenden sie als Mittel zur Feststellung der geringen, in einer blossen Beschreibung gar nicht ausdrückbaren Unterschiede zwischen den systematischen Einheiten. Die Zahl an sich soll keinen selbständigen Wert beanspruchen; wir haben ja bereits hervorgehoben, dass die Indizes die natürlichen Grössenverhältnisse der Gehirnteile gar nicht wiedergeben können. Sie hat nur zu zeigen, wo und in welcher Rich-

tung Unterschiede auftreten, und welches deren ungefähres Maass ist; auf absolute Genauigkeit kann sie keine Ansprüche erheben.

Es ist uns also die Zahl ein unentbehrliches Hülfsmittel zur Feststellung morphologisch wichtiger Verhältnisse, ohne dass wir aber ihre Brauchbarkeit auch in dieser Sache überschätzen wollen. Davor warnen schon die Resultate: immer ist den gefundenen Sätzen ein « mehr oder weniger », « in der Regel », « fast immer » beizufügen. Vor allem aber darf unseren Zahlen kein zu grosser funktioneller Wert beigemessen werden; die Organisationshöhe, die Leistungsfähigkeit braucht durchaus nicht mit den Grössenverhältnissen parallel zu gehen. EDINGER hat davor, im Hinblick auf die am menschlichen Gehirn gemachten Erfahrungen, doch wohl mit grossem Recht gewarnt. Wir kommen denn auch auf diese Verhältnisse nur in wenigen Fällen zu sprechen.

Auf die Beiziehung der absoluten Messungsergebnisse wurde, so interessant und im einzelnen aufschlussreich sie auch sind, mit wenigen Ausnahmen verzichtet, um die Darstellung der Hauptergebnisse nicht zu stören.

A. *Die einzelne Art.*

Wir untersuchen nach unserer IndizesMethode zunächst das Gehirn der einzelnen Art, um eine gesicherte Grundlage für die allgemeine systematische Vergleichung zu gewinnen. An einigen zur Verfügung stehenden Vertretern suchen wir zu ermitteln:

1. Die Grenzen der Grössenvariation innerhalb einer Art.
2. Den Einfluss des Geschlechts auf die Grössenverhältnisse.
3. Den Einfluss des Alters auf die Grössenverhältnisse.

Unser Material ist nicht reich, genügt aber zur Feststellung aller wichtigeren Momente.

1. Grenzen der Variation. Es sind vertreten *Gallus domesticus* mit 9, *Columba domestica* mit 5, *Porphyrio calvus* mit 3, *Podiceps fluviatilis* mit 4, *Buteo buteo* mit 3, *Syrnium aluco* mit 3, *Melopsittacus undulatus* mit 13, *Alcedo ispida* mit 3,

Fringilla coelebs mit 3 Individuen; alles sind mindestens ein Jahr alte Tiere.

Ausser den Indizes für die fünf Gehirnabschnitte sind, hier und in den später folgenden zwei kleinen Tabellen, auch die Wulstzahlen des Kleinhirns und der Augenindex aufgeführt. Diese zwei Kolonnen dienen zur Vervollständigung späterer Ausführungen und werden hier nicht besonders besprochen.

Art.	Vorderhirn-Index	Zwischenhirn-Index	Mittelhirn-Index	Kleinhirn-Index	Nachhirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Gallus domesticus.							
Nr. 1	64	15	21	23	20	8	42
Nr. 2	63	14	21	31	20	9	44
Nr. 3	62	14	19	25	20	9	49
Nr. 4	59	16	22	29	21	9	50
Nr. 5	61	15	22	31	21	9	48
Nr. 6	61	15	21	29	20	9	44
Nr. 7	62	15	20	23	20	8	41
Nr. 8	60	15	20	28	20	9	43
Nr. 9	63	15	21	31	20	10	46
Mittelwert	61,7	14,9	20,8	27,8	20,2	8,9	45,2
Columba domestica.							
Nr. 1	70	15	28	33	20	8	45
Nr. 2	71	15	26	34	21	9	47
Nr. 3	69	15	27	34	21	9	47
Nr. 4	68	16	28	34	21	9	52
Nr. 5	67	15	27	34	20	9	48
Mittelwert	69	15,2	27,2	33,8	20,6	8,8	47,8
Porphyrio calvus.							
Nr. 1	70	13	18	24	20	8	31
Nr. 2	70	13	18	28	20	8	31
Nr. 3	70	13	18	27	20	8	31
Mittelwert	70	13	18	26,3	20	8	31
Podiceps fluviatilis.							
Nr. 1	72	13	27	35	21	7	35
Nr. 2	72	13	27	35	21	7	35
Nr. 3	75	14	27	36	22	7	34
Nr. 4	75	14	27	36	21	7	34
Mittelwert	73,5	13,5	27	35,5	21,25	7	34,5

Art.	Vorderhirn-Index	Zwischenhirn-Index	Mittelhirn-Index	Kleinhirn-Index	Nachhirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Buteo buteo.							
Nr. 1	67	11	18	29	15	12	57
Nr. 2	68	11	19	28	15	12	60
Nr. 3	67	11	18	29	15	12	61
Mittelwert	67,3	11	18,3	28,7	15	12	59,3
Syrnium aluco.							
Nr. 1	74	11	14	21	17	9	82
Nr. 2	75	12	13	21	16	9	76
Nr. 3	77	11	14	20	16	9	84
Mittelwert	75,3	11,3	13,7	20,7	16,3	9	80,7
Melopsittacus undulatus							
Nr. 1	94	10	18	26	18	9	16
Nr. 2	92	10	19	26	19	9	16
Nr. 3	94	10	18	23	18	9	16
Nr. 4	91	10	19	24	20	8	17
Nr. 5	92	10	19	26	20	7	17
Nr. 6	92	10	19	24	19	8	18
Nr. 7	94	10	19	23	19	8	18
Nr. 8	94	10	19	24	19	7	17
Nr. 9	94	10	18	24	18	8	18
Nr. 10	92	10	19	23	20	7	17
Nr. 11	94	10	19	23	19	10	17
Nr. 12	94	10	19	25	19	8	17
Nr. 13	94	10	19	23	19	8	17
Mittelwert	93,2	10	18,8	24,2	19	8,2	16,9
Alcedo ispida.							
Nr. 1	68	11	25	30	17	9	44
Nr. 2	70	11	25	30	17	8	44
Nr. 3	68	11	25	30	17	9	44
Mittelwert	68,7	11	25	30	17	8,7	44
Fringilla coelebs.							
Nr. 1	81	9	22	24	17	8	29
Nr. 2	81	9	21	22	16	8	23
Nr. 3	83	9	22	24	17	8	29
Mittelwert	81,7	9	21,7	23,3	16,7	8	27

a) Wir betrachten und vergleichen zuerst die horizontalen

Reihen, d. h. das Gehirn als Einheit gefasst bei verschiedenen Individuen : es lässt sich folgendes konstatieren :

Nur ausnahmsweise zeigen zwei Individuen einer Art für die gleichen Gehirnteile durchgehend die gleichen Indizes ; fast immer sind grössere oder geringere Differenzen vorhanden.

Zu den Ausnahmen gehören :

Podiceps fluviatilis Nr. 1 = Nr. 2.
Melopsittacus undulatus Nr. 7 = Nr. 11 = Nr. 13 nur Gehirn).
Alcedo ispida Nr. 1 = Nr. 3.

Es existieren also unter den Individuen einer Art meistens kleinere oder grössere Unterschiede in den relativen Vergleichswerten.

b Wir vergleichen die vertikalen Reihen, d. h. die einzelnen Teile des Gehirns. Sie zeigen bei verschiedenen Arten verschiedene Grade der Schwankung der Indizes. Die stärksten Schwankungen weist das Kleinhirn auf : *Gallus domesticus* 23-31, *Porphyrio calvus* 24-28, *Melopsittacus undulatus* 23-26, *Fringilla coelebs* 22-24 ; bei andern Arten sind dagegen die Unterschiede auf einen Punkt beschränkt oder nicht vorhanden. Ihm folgt das Vorderhirn : *Gallus domesticus* 59-64, *Columba domestica* 72-75, *Podiceps fluviatilis* 67-71, *Syrnium aluco* 74-77, *Melopsittacus undulatus* 91-94 ; die Schwankungen sind danach durchschnittlich noch grösser als beim Kleinhirn, das aber für *Gallus domesticus* einen ganz extremen Wertwechsel zeigt. Zwischenhirn, Mittelhirn und Nachhirn haben nur Differenzen um einen oder zwei Punkte, öfters auch völlige Gleichheit der Indizes.

Es sei bemerkt, dass *Gallus domesticus*, der besonders grosse Unterschiede zeigt, eine domestizierte Art ist ; die grosse Variationsbreite hängt wahrscheinlich mit den Folgen der Domestikation zusammen. Wie weit diese die Morphologie des Gehirns beeinflussen kann, hat NEUMANN bei der Untersuchung der Anatomie des Haubenhuhnkopfes gezeigt ; bei den Haubenhühnern liegt die Hauptmasse des Vorderhirns in seiner rostralen Partie, das Vorderhirn setzt nur mit einem dünnen Hals am

Zwischenhirn an, und die Mittelhirnhügel behalten ihre embryonale runde Form bei. Bei der Präparation der untersuchten 9 Gehirne konnte festgestellt werden, dass die sehr ungleiche Verknöcherung den Vorderhirn-Index und den Kleinhirn-Index stark beinflusst. Die ebenfalls domestizierte *Columba domestica* zeigt viel geringere Indexdifferenzen, was übrigens vielleicht nur durch die Rasse der Vertreter bestimmt ist.

Die Indexschwankungen der fünf Gehirnabschnitte bei einer Art sind demnach am stärksten für Vorderhirn und Kleinhirn, dagegen verhältnismässig gering für die übrigen Teile. Sie betragen für Vorder- und Kleinhirn im Mittel 2-3 Punkte, für die andern Teile 0-1 Punkt.

2. Der Einfluss des Geschlechts. Das Material zu dieser Frage ist gering. Da als Zusendungen meistens Vogelköpfe eingingen, war die Bestimmung des Geschlechts häufig verunmöglicht; der Zufall tat das seine, dass nur in sehr wenigen Fällen Männchen und Weibchen der gleichen Art sich zusammenfanden. Es sind dies: *Cerchneis tinnunculus*, *Hirundo rustica*, *Turdus merula*, *Chloris chloris*, *Fringilla coelebs*. Ferner lassen sich, als sehr nahestehenden Arten angehörig, gut vergleichen ein ♂ *Passer montanus* und ein ♀ *Passer domesticus*.

Art.	Vorder-hirn-Index	Zwischen-hirn-Index	Mittel-hirn-Index	Klein-hirn-Index	Nach-hirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Cerchneis tinnunculus.							
♂	73	9	20	27	15	11	50
♀	72	9	20	28	15	11	49
Hirundo rustica.							
♂	80	9	17	29	14	9	41
♀	81	10	20	30	16	9	44
Turdus merula.							
♂	76	10	19	21	14	10	32
♀	77	10	19	21	14	10	30
Chloris chloris.							
♂	85	8	23	23	17	7	23
♀	81	8	23	23	18	9	21

Art.	Vorderhirn-Index	Zwischenhirn-Index	Mittelhirn-Index	Kleinhirn-Index	Nachhirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Fringilla coelebs.							
a) ♂	81	9	22	24	17	8	29
b) ♂	83	9	22	24	17	8	29
♀	81	9	21	22	16	8	23
Passer montanus.							
♂	86	9	25	24	17	8	26
Passer domesticus.							
♀	89	10	21	22	16	9	25

Wir finden, wenn wir das Vorderhirn herausgreifen, nur in einem Falle Gleichheit der Indizes, bei *Fringilla coelebs*, aber nur mit dem einen Männchen; gegenüber dem zweiten besteht eine Differenz von 2 Punkten. Sonst sind Differenzen vorhanden von 1-4 Punkten, wobei sowohl das Männchen als das Weibchen Träger der höhern Punktzahl sein kann. Für die übrigen Hirnteile sind die Verhältnisse ganz analog, nur dass Gleichheit der Indizes öfter auftritt; dass beim Zwischenhirn der grössere Wert stets auf der Seite des Weibchens steht, ist sicher nur Zufall. Wir erwähnen, dass die im vorigen Abschnitt gegebene Tabelle von neun *Gallus domesticus*-Gehirnen ausschliesslich weibliche Individuen umfasst, und dass in der Tabelle von 13 Gehirnen von *Melopsittacus undulatus* Männchen und Weibchen zu gleichen Teilen vertreten sind, ohne besondere Charaktere zu zeigen. Aus alledem ziehen wir den Schluss, dass die Differenzen zwischen Gehirnen verschiedenen Geschlechts sich durchaus in den festgestellten Variationsgrenzen der einzelnen Art halten, ohne bestimmte Geschlechtscharaktere aufzuweisen; d. h.: Das Geschlecht ist ohne wesentlichen Einfluss auf die relativen Grössenwerte der Gehirnabschnitte.

3. Der Einfluss des Alters. Zur Sicherung einer Betrachtung nach einheitlichen Gesichtspunkten sind alle noch zu jungen wie alle bereits zu weit entwickelten Jungvögel ausgeschieden; durchgehend sind bei den acht in die Tabelle aufgenommenen Arten junge, bereits befiederte Individuen im Stadium

des Flüggewerdens mit vollkommen erwachsenen, mehrjährigen verglichen.

Art.	Vorderhirn-Index	Zwischenhirn-Index	Mittelhirn-Index	Kleinhirn-Index	Nachhirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Accipiter nisus.							
ad.	66	13	21	29	16	12	44
juv.	64	13	23	39	18	11	45
Melopsittacus undulatus.							
ad.	93	10	19	24	19	8	17
juv.	91	11	19	23	20	10	15
Picus viridis.							
ad.	87	9	17	24	18	10	30
juv.	80	11	19	29	19	11	32
Motacilla alba.							
ad.	83	9	24	30	17	7	32
juv.	80	8	24	29	18	8	30
Passer domesticus.							
ad.	89	10	21	22	16	8	26
juv.	85	10	26	26	18	7	30
Serinus canarius.							
ad.	87	8	19	27	18	8	23
juv.	78	8	20	23	17	8	21
Sturnus vulgaris.							
ad.	89	9	22	29	15	8	26
juv.	80	8	23	30	14	8	27
Corvus frugilegus.							
ad.	90	7	15	19	11	11	30
juv.	86	7	15	18	13	10	28

Das Durchgehen der Zahlen ergibt für die einzelnen Gehirnteile ziemlich grosse Unterschiede. Ein eindeutiges, klares Resultat zeigt nur das Vorderhirn; in allen acht Fällen ist sein Index für das erwachsene Individuum höher, oft bedeutend (*Picus, Serinus, Sturnus*). Das Zwischenhirn verhält sich ungleich; vier mal ist sein Index bei juvenilem und adultem Individuum gleich, zwei mal beim juvenilen kleiner, zwei mal grösser. Das Mittelhirn hat in drei Fällen Index-Gleichheit, in fünf Fällen Ueberwiegen des jugendlichen Index. Ungleiches Verhalten zeigt wieder das Kleinhirn: Ueberwiegen des erwachsenen

Index in vier, des jugendlichen in vier Fällen (wobei *Accipiter nisus* durch die extreme Differenz auffällt). Das Nachhirn endlich weist zwei mal einen Unterschied zugunsten des erwachsenen, sechs mal einen solchen zugunsten des jugendlichen Gehirns auf.

Daraus geht jedenfalls mit Sicherheit hervor, dass zwischen sehr jugendlichen und erwachsenen Gehirnen mehr oder weniger beträchtliche Unterschiede in den relativen Grössenverhältnissen bestehen. Die Erklärung für das wechselnde Verhalten im einzelnen holen wir uns mit einer Durchsicht der absoluten Maasse, die wir hier nicht alle anführen können. Das jugendliche Gehirn ist fast immer in seinen Gesamtmaassen beträchtlich kleiner; dagegen können einzelne Teile, so das Kleinhirn und das Mittelhirn, öfters auch das Nachhirn, bereits ihre endgültigen Maasse erreicht haben. Die Grössenzunahme des Gehirns kommt ganz besonders auf die Rechnung des Vorderhirns, das daher stets relativ beträchtlich zunimmt, währenddem bereits ausgewachsene Abschnitte mehr oder weniger abzunehmen scheinen. Das in dieser Beziehung wechselnde Verhalten der vier hinteren Gehirnteile in unserer Tabelle ist wohl auf individuelle Entwicklungsdifferenzen zurückzuführen. Gleichheit der Indizes zeigt an, dass die Grössenzunahme des betreffenden Abschnittes der Gesamtzunahme des Gehirns adäquat ist. Wir geben als Beleg die absoluten Maasse von *Accipiter nisus* für Vorder-, Zwischen- und Kleinhirn.

		Ganzhirn	Vorderhirn	Zwischenhirn	Kleinhirn
Accipiter nisus.					
ad.	Länge	24	15	6,5	14
	Breite	23	11,5	11	12,5
	Höhe	15	13	4	7
juv.	Länge	21,5	13,75	5	14
	Breite	20	10	11	12
	Höhe	12,5	10	3	7

Weitere Erörterungen dieser Fragen haben für uns kein besonderes Interesse; wir halten als Resultat fest:

Die relativen Grössenwerte der Hirnteile werden

vom Alter in verschiedener Weise beeinflusst; für das erwachsene Vorderhirn sind sie stets grösser, für Mittel- und Nachhirn meist kleiner, für Zwischen- und Kleinhirn können die Unterschiede in verschiedener Richtung liegen. Die Differenzen verschwinden mit dem rasch erfolgenden Auswachsen des Gehirns.

4. Zusammenfassung. Durch die Voruntersuchung des Gehirns der einzelnen Art sind folgende Grundtatsachen festgestellt worden:

Die Variationsgrenzen der Indizes differieren für Vorderhirn und Kleinhirn durchschnittlich nur 2-3 Punkte, für die andern Teile um 0 bis einen Punkt. Das Geschlecht hat keinen Einfluss auf die Indexhöhe. Jugendliche Gehirne haben stets einen kleineren Vorderhirn-Index; die Indizes der übrigen Abschnitte können sich verschieden verhalten.

B. *Systematische Vergleichung.*

Die folgende Uebersichtstabelle unserer Zahlenresultate führt die Familien angeordnet nach dem System von Sharpe auf, die Arten dagegen nach der Zunahme ihres Vorderhirn-Wertes. Ist dieser gleich, so ist nach der Abnahme des Zwischenhirn-Index, wenn auch dieser gleich gross ist, nach abnehmendem Nachhirn-Index aufgestellt; die Rechtfertigung dieses Verfahrens ergibt sich im Verlauf der Darstellung. Bei mehrfach vertretenen Arten sind Mittelwerte angegeben. Ausser den Indizes der fünf Gehirnabschnitte sind die Zahl der äusserlich wahrnehmbaren Wülste (Gyri) des Kleinhirns und die nach unserer Art und Weise berechneten Indizes für die Augen aufgeführt; diese werden mit dem Mittelhirn, jene mit dem Kleinhirn besprochen.

Wir betrachten jeden Gehirnabschnitt für sich und verfolgen die Reihen der Indizes besonders daraufhin, ob sich in ihren Schwankungen Gesetzmässigkeiten erkennen lassen. Es kann sich nur um die allgemeinen und wichtigsten Beziehungen

handeln; die einzelnen, oft sehr interessanten Vergleichsresultate, die die Tabellen in grosser Zahl enthalten, können nicht besonders besprochen werden.

Familie. Art.	Vorderhirn-Index	Zwischenhirn-Index	Mittelhirn-Index	Kleinhirn-Index	Nachhirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Struthionidae.							
Struthio camelus.	58	9	11	28	21	14	54
Dromaeidae.							
Dromaeus novae holl.	58	12	11	25	18	13	48
Tinamidae.							
Calopezus elegans.	62	15	24	28	22	7	53
Phasianidae.							
Pavo cristatus.	59	14	21	30	22	10	44
Gallus domesticus.	62	15	21	28	20	9	45
Caccabis saxatilis.	64	14	22	24	21	8	41
Gennaeus melanonotus	65	14	26	30	19	8	46
Perdix perdix.	66	15	23	29	21	9	41
Chrysolophus pictus.	66	15	23	29	20	8	43
Tragopan caboti.	66	15	25	31	20	9	48
Phasianus torquatus.	67	14	22	26	20	8	45
Odontophoridae.							
Lophortyx californicus	67	15	26	24	20	7	34
Treronidae.							
Carpophaga rosacea.	68	14	24	31	19	10	53
Osmotreron vernans.	71	15	28	33	21	8	50
Columbidae.							
Columba domestica.	69	15	27	34	21	9	48
Peristeridae.							
Melopelia leucoptera.	67	16	32	33	20	8	52
Geopelia striata.	69	16	33	35	20	7	43
Chalcophaps chrysochlora.	71	16	29	33	21	8	53
Turtur turtur.	72	15	25	31	20	9	40
Rallidae.							
Gallinula angulata.	67	14	22	25	21	7	35
Porphyrio porphyrio.	68	13	19	25	21	8	36
Gallinula chloropus.	68	12	23	29	21	8	34
Aramides cayanea.	69	16	22	30	20	7	41

Familie. Art.	Vorder-hirn-Index	Zwischen-hirn-Index	Mittel-hirn-Index	Klein-hirn-Index	Nach-hirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen Index
Crex crex.	69	14	29	30	21	7	37
Porphyrio calvus.	70	13	18	26	20	8	31
Fulica atra.	70	12	22	26	21	7	33
Podicipedidae.							
Podiceps fluviatilis.	73	13	27	35	21	7	34
Alcidae.							
Alca torda.	66	12	20	36	20	12	48
Laridae.							
Larus ridibundus.	71	13	23	30	18	11	44
Charadriidae.							
Scolopax rusticola.	69	14	20	28	21	8	49
Charadrius apricarius.	72	11	29	27	18	8	66
Tringa subarquata.	75	12	23	27	21	7	30
Gruidae.							
Anthropoides virgo.	67	12	15	22	18	8	36
Ibididae.							
Ibis molucca.	79	10	14	27	21	13	26
Ciconiidae.							
Ciconia nigra.	64	12	18	32	20	12	43
Ardeidae.							
Ardea cinerea.	64	14	18	27	18	10	40
Florida coerulea.	68	15	23	32	18	7	42
Phoenicopteridae.							
Phoenicopterus roseus.	73	11	12	30	24	11	21
Anatidae.							
Anser domesticus.	68	13	16	28	22	10	25
Chloëphaga magellanica.	71	13	18	28	23	8	36
Anser brachyrhynchus	71	13	14	28	21	8	27
Mergus albellus.	73	14	20	25	22	9	28
Tadorna tadorna.	74	13	19	28	23	8	30
Netta rufina.	75	13	20	26	22	9	29
Oedemia nigra.	75	13	18	32	22	8	29
Chaulelasmus streperus	79	13	19	28	23	7	30
Sulidae.							
Sula bassana.	65	10	14	26	18	15	34
Pelecanidae.							
Pelecanus crispus.	70	10	11	22	19	12	30

Familie. Art.	Vorderhirn-Index	Zwischenhirn-Index	Mittelhirn-Index	Kleinhirn-Index	Nachhirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Falconidae.							
Accipiter nisus.	66	13	21	31	17	12	44
Buteo buteo.	67	11	18	29	15	12	59
Pernis apivorus.	69	12	20	28	17	11	67
Cerchneis tinnunculus.	73	9	20	28	15	11	50
Bubonidae.							
Asio otus.	69	11	14	22	18	9	49
Bubo turcomanus.	70	12	13	21	16	12	102
Syrnium aluco.	75	11	14	21	16	9	81
Athene noctua.	79	11	15	23	14	8	56
Strigidae.							
Strix flammea.	74	11	12	23	18	9	39
Loriidae.							
Lorius flavopalliatus.	83	10	16	19	18	11	22
Cacatuidae.							
Cacatua moluccensis.	77	9	13	16	15	10	22
Cacatua sulfurea.	80	10	14	19	14	10	24
Psittacidae.							
Eclectus pectoralis.	79	10	15	18	18	10	27
Tanygnathus muelleri.	80	10	15	18	17	10	26
Melopsittacus undulatus.	93	10	19	24	19	8	17
Conurus cactorum.	96	10	19	21	18	10	18
Halcyonidae.							
Alcedo ispida.	69	11	25	30	17	9	44
Bucerotidae.							
Anthracoceros convexus.	70	10	19	26	18	11	41
Upupidae.							
Upupa epops.	76	12	23	27	20	9	31
Cypselidae.							
Micropus apus.	72	9	16	30	19	8	57
Cuculidae.							
Cuculus canorus.	60	11	23	27	18	9	45
Eudynamis honorata.	66	14	22	30	18	9	50
Rhamphastidae.							
Rhamphastus discolorus.	70	12	18	25	16	11	49
Selenidera maculirostris.	72	13	21	30	17	12	50

Familie. Art.	Vorder-hirn-Index	Zwischen-hirn-Index	Mittel-hirn-Index	Klein-hirn-Index	Nach-hirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Picidae.							
Dryocopus martius.	81	9	15	26	17	10	—
Picus viridis.	87	9	17	24	18	10	30
Tyrannidae.							
Megarhynchus pitangua.	71	11	24	28	18	11	46
Hirundinidae.							
Hirundo rustica.	81	10	19	30	16	9	44
Delichon urbica.	85	9	19	31	15	9	44
Cinclidae.							
Cinclus cinclus.	89	10	24	29	18	10	27
Turdidae.							
Turdus musicus.	74	11	21	24	15	10	37
Phoenicurus phoenicurus.	76	10	26	30	17	8	34
Turdus merula.	77	10	19	21	14	10	30
Copsychus saularis.	78	10	23	36	19	9	52
Saxicola oenanthe.	81	10	26	33	19	9	53
Ampelidae.							
Ampelis garrulus.	74	10	21	24	16	10	30
Laniidae.							
Lanius excubitor.	82	10	20	26	15	8	45
Motacillidae.							
Motacilla alba.	83	9	24	30	17	7	32
Fringillidae.							
Cyanocompsa cyanea.	82	10	25	30	18	8	36
Fringilla coelebs.	82	9	22	23	17	8	27
Emberiza citrinella.	82	8	27	26	18	9	29
Chloris chloris.	83	8	23	23	17	8	22
Passer montanus.	86	9	25	24	17	9	25
Paroaria larvata.	87	9	23	31	17	8	32
Miliaria miliaria.	87	8	19	27	18	8	23
Serinus canarius.	87	9	25	26	17	7	33
Passer domesticus.	89	10	21	22	16	8	26
Carduelis carduelis.	90	8	21	23	18	8	24
Tanagridae.							
Rhamphocoelus brasilius.	82	10	22	28	17	8	37
Tachyphonus rufus.	88	10	22	29	16	8	40

Familie. Art.	Vorderhirn-Index	Zwischenhirn-Index	Mittelhirn-Index	Kleinhirn-Index	Nachhirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Ploceidae.							
Munia orizivora.	85	9	23	29	19	7	32
Foudia madagascariensis.	91	8	20	30	19	7	31
Sturnidae.							
Sturnus vulgaris.	89	9	22	29	15	8	26
Corvidae.							
Pica pica.	76	9	17	21	14	11	33
Garrulus glandarius.	76	9	20	20	14	10	38
Urocissa occipitalis.	82	9	18	21	14	10	40
Coloeus monedula.	84	7	16	18	13	11	27
Corvus corone.	88	7	15	19	13	11	32
Corvus frugilegus.	90	7	15	19	13	11	30

1. Das Vorderhirn. Das Durchgehen der Indexreihe ergibt folgendes: Am Anfang der Reihe stehen die niedrigsten, am Ende die höchsten Werte; dazwischen nehmen die Zahlen mit kleineren und grösseren Schwankungen allmählich zu. Anders ausgedrückt:

Der Vorderhirn-Index ist im allgemeinen um so grösser, je höher die systematische Stellung ist.

Innerhalb der einzelnen Familien, besonders der reicher vertretenen, lassen sich mehr oder weniger beträchtliche Schwankungen der Indizes feststellen; so für die *Phasianidae* (59-67), *Anatidae* (68-79), *Falconidae* (66-73), *Bubonidae* (69-79), *Psittacidae* (79-96), *Fringillidae* (82-90), *Corvidae* (76-90). Diese Tatsache ist ohne weiteres verständlich, wenn man bedenkt, dass schon bei der einzelnen Art oft beträchtliche Schwankungen vorkommen. Die Indexzunahme ist daher keine einfach fortschreitende, sondern die Grenzwerte der Familien greifen sehr häufig übereinander; mit andern Worten: nur die Mittelwerte der Familien zeigen eine mehr oder weniger regelmässige Zunahme in der Reihe.

Aber auch die Zunahme dieser Mittelwerte unterliegt, neben kleineren, vielleicht durch das Material bedingten Unregelmässigkeiten, einigen bedeutenden und auffälligen Schwankungen. Die *Alcidae* stehen ihrem Index nach in der Reihe zu hoch, die

Podicipedidae dagegen zu tief. Ebenfalls zu hoch stehen *Sulidae* und *Pelecanidae,* auch wohl die *Falconidae*. Auffällig zu tief sind dagegen die drei Familien der *Psittaciformes* gestellt, während die ihnen folgenden *Coraciiformes*-Familien beträchtlich zurückversetzt werden müssten. Vor allem aber frappiert die Stellung der *Cuculidae*, die nach ihrem Index nahe an den Anfang der Reihe gehörten. Es konnte allerdings nachträglich der Wert von *Cuculus canorus* mit grosser Wahrscheinlichkeit auf ein sehr junges Tier zurückgeführt werden, das wohl besser auszuschliessen wäre; aber die Stellung bleibt auch dann viel zu hoch. Endlich stellen sich die *Picidae* bedeutend höher als die tieferen Familien der *Passeriformes*, deren einzelne Familien ebenfalls einer Umstellung bedürften.

Auf diese Abweichungen von der immerhin deutlichen Zunahme des Index mit der systematischen Höhe werden wir bei der Besprechung der speziellen Beziehungen zwischen Indexwerten und System noch zurückkommen.

Die Grösse der Lobi olfactorii, die ja in den Vorderhirnziffern nicht einbegriffen sind, ist nicht in einer besondern Zahlenreihe dargestellt, weil dies grossen Schwierigkeiten begegnet. Sie ist bei der einzelnen Art, in der Familie und auch in der Ordnung ziemlich konstant, in den heterogenen Ordnungen allerdings öfters verschieden. Ihr Verhalten in der gesamten Vogelreihe ist anscheinend dem des Grosshirns entgegengesetzt: während dieses fortwährend zunimmt, nimmt sie ungefähr in gleicher Linie ab. (Man vergleiche die beigegebenen Figurenreihen. Allerdings muss man dabei die *Phoenicopteriformes* und *Anseriformes* mit ihren auffallend grossen Lobi olfactorii ausschliessen; auch die *Piciformes* besitzen relativ stattliche, die *Tinamiformes* dagegen recht kleine Riechlappen. Es ist wahrscheinlich, dass die Grösse der Lobi olfactorii dem Geruchsvermögen ungefähr proportional ist; ja, da genaue Angaben über das Riechvermögen der Vögel sehr schwer zu machen sind, kann gerade sie vielleicht als einigermassen zuverlässiges Maass dafür angesprochen werden. BUMM gibt einige Angaben über das Verhältnis des Riechlappengewichts zum

Gewicht des Grosshirns (das bei der Gans 1 : 67,0, bei der Schnepfe 1 : 84,5, bei dem Bussard 1 : 513,0 betrage), nennt aber selbst die Schwierigkeiten gross und seine Resultate unbefriedigend.

2. Das Zwischenhirn. Auch hier lässt sich eine in den grossen Zügen gesetzmässige Aenderung des Index in der systematischen Reihe konstatieren ; ihre Richtung ist aber derjenigen des Vorderhirnindex entgegengesetzt :

Das Zwischenhirn-Index ist im allgemeinen um so kleiner, je höher die systematische Stellung ist.

Dabei fällt aber sofort auf, dass die *Struthionidae* und *Dromaeidae*, d. h. wohl die ganze Unterklasse der *Ratitae*, durch ihre niedrigen Werte aus der Reihe fallen. Sie müssen wahrscheinlich als eine besondere Gruppe betrachtet und beiseite gestellt werden, wofür sich im Verlauf der Untersuchung noch weitere Argumente ergeben.

In der Reihe der *Carinatae* sind die Unterschiede innerhalb der Familien viel geringer als für das Vorderhirn, was wiederum aus dem Verhalten der einzelnen Art erklärt werden kann ; die grössten Differenzen finden sich bei den *Rallidae* (12-16), *Falconidae* (9-13) und *Charadriidae* (11-14).

Eine Vergleichung mit der Reihe der Vorderhirn-Indizes lehrt, dass die Abnahme der Zwischenhirn-Werte mit der Zunahme der Vorderhirn-Werte nicht genau parallel verläuft, sondern mehr oder weniger selbständig vorgeht. Wir finden die höchsten Werte (16) nicht bei den *Gallidae* (durchschnittlicher Vorderhirnindex = 65), sondern bei den *Columbidae* (70) ; die niedrigste Zahl (7) steht bei den *Corvidae*, nicht neben den absolut höchsten Vorderhirnziffern unter den *Psittacidae*.

Die Entwicklung des Grosshirns (Zunahme) in der systematischen Reihe geht also mit der Entwicklung des Zwischenhirns (Abnahme) nur in den grossen Zügen gemeinsam, im einzelnen aber mehr oder weniger getrennt.

Die Hypophyse entwickelt sich durchaus mit dem Zwischenhirn : sie nimmt in der Vogelreihe an Grösse mehr und mehr

ab. Der grossen Messungsschwierigkeiten wegen lässt sich diese Tatsache nicht mit genauen Zahlen belegen; doch ergaben die Präparate sehr klar, dass die Ratiten eine sehr grosse, die *Galliformes* und *Columbiformes* eine ziemlich grosse Hypophyse besitzen, die allmählich und mehr oder weniger gleichmässig abnimmt bis zu der kleinen der *Passeriformes*. Diese Tatsache war übrigens schon MECKEL bekannt.

Die Epiphyse ist so schwierig aus den Hirnhäuten freizulegen und wird durch den Moment der Fixierung so stark beeinflusst, dass nicht nur genaue Messungen an ihr sozusagen ausgeschlossen sind, sondern dass besser auch auf ungefähre Angaben über die Grössenverhältnisse verzichtet wird.

3. Das Mittelhirn. Der Mittelhirn-Index zeigt in der systematischen Stufenleiter keine regelmässige Zu- oder Abnahme, vielmehr von Familie zu Familie ganz unregelmässiges Ansteigen oder Abfallen.

Wir stellen zur Verdeutlichung dieser Tatsache einerseits die tiefsten, anderseits die höchsten Werte zusammen. Die *Ratitae* können wir auch hier als besondere, durch minimale Werte charakterisierte Gruppe ausschliessen:

Niedrigste Werte		Höchste Werte	
Pelecanidae	11	*Peristeridae*	33-25
Phoenicopteridae	12	*Crex crex*	29
Strigidae	12	*Charadrius apricarius*	29
Bubonidae	13-14	*Treronidae*	28-24
Cacatuidae	13-15	*Columbidae*	27
Ibididae	14	*Podicipedidae*	27
Sulidae	14	*Emberiza citrinella*	27
Anatidae	14-20		
Gruidae	15		
Picidae	15-17		
Psittacidae	15-19		
Corvidae	15-20		
Cypselidae	16		

Die übrigen Familien und Arten ordnen sich zwischen diese

Extreme ein, allerdings in überaus durcheinandergewürfelter, von den gewohnten systematischen Vorstellungen abweichender Reihenfolge.

Eine Beziehung zwischen Mittelhirngrösse und systematischer Reihe ist also nicht vorhanden.

Auffällig ist auch die oft grosse Variationsbreite in Familie und Ordnung, während sie bei der einzelnen Art ja sehr gering ist: *Peristeridae* 25-33, *Rallidae* 18-29, *Charadriidae* 20-29, *Anatidae* 14-20, *Turdidae* 19-26, *Fringillidae* 19-27.

Mit dem Angeführten ist bereits gesagt, dass die Grösse des Mittelhirns in keiner direkten Beziehung steht zu der des Zwischenhirns, die, wie nunmehr bekannt, in der systematischen Reihe allmählich abnimmt. Nach SCHULGIN ist das Mittelhirn der Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel « nur in seinem äusserlichen, oberen Gebiet als solches zu bezeichnen; der innere Teil ist aber Zwischenhirn und das Ganze darf Mittel-Zwischenhirn genannt werden ». Man könnte nun annehmen, dass innerhalb der Klasse der Vögel das Zwischenhirn mehr und mehr ins Mittelhirn aufgenommen würde und dass dies der Grund seiner allmählichen Oberflächenreduktion sei. Es zeigt aber das Mittelhirn keine parallelgehende Vergrösserung, sondern ein durchaus sprunghaftes, eigene Wege gehendes Verhalten; seine Zahlen liefern also keinen Beweis für die geäusserte Vermutung, lassen sie vielmehr offen.

Mittelhirn und Augen. Sucht man weiterhin eine Erklärung für das Verhalten des Mittelhirns, so kann man, gemäss der Deutung dieses Organs als teilweises Sehzentrum (neben den Thalami optici und der Sehrinde des Grosshirns), an Beziehungen zum Sehvermögen denken, für das sich ein gewisses Maass in der relativen Grösse der Augen darbietet. Die letzte Kolonne unserer Uebersichtstabelle führt die Augen-Indizes auf, die ganz analog denjenigen für die fünf Gehirnabschnitte berechnet wurden [1]. Die höchsten Werte zeigen gewisse Nacht-

[1] Ihr Verhalten für die einzelne Art ist ähnlich dem der Gehirnindizes; s. « Die einzelne Art ».

vögel : *Bubo turcomanus* 102, *Syrnium aluco* 81, *Charadrius apricarius* 66, *Scolopax rusticola* 49, dieser Wert wohl deshalb relativ niedrig, weil das spezielle Orientierungsorgan nicht das Auge, sondern der mit Tastorganen reich ausgestattete Schnabel ist. Für die Tagvögel entfallen die höchsten Werte auf die *Falconidae*, *Cypselidae*, *Columbidae*, *Struthionidae* und *Dromaeidae* ; auch die *Alcidae*, *Laridae*, *Rhamphastidae* und *Cuculidae* zeigen hohe Zahlen. Dann werden sie bei den *Galliformes*, den *Rallidae*, *Anatidae* und vielen *Passeriformes* (unter denen durch hohe Werte auffallen die *Tyrannidae*, *Hirundinidae*, *Laniidae* sowie ein Teil der *Turdidae*) allmählich niedriger und erreichen das Mindestmaass bei den *Ibididae*, *Phoenicopteridae*, *Psittaciformes* und einigen *Passeriformes*. Danach zeigen auch die Augen in ihrer Grösse keine Beziehungen zur systematischen Stellung ; hingegen kann der Augen-Index sehr wohl als ungefähres Maass des Sehvermögens gelten.

Vergleicht man die Augen-Indizes mit denen des Mittelhirns, so ergibt sich freilich für die zwei Kolonnen durchaus kein Zusammengehen in der Höhe, nicht einmal ein angenähertes. Wir finden zwar sehr niedrige Augenwerte bei den *Psittaciformes* neben sehr niedrigen Mittelhirnwerten, immerhin den niedrigsten Augenwert (*Melopsittacus undulatus* mit 17) neben dem recht beträchtlichen Mittelhirnwert von 24. Auch stehen neben den höchsten Mittelhirnwerten unter den *Columbidae* und *Peristeridae* auch sehr hohe Augenwerte (53, 52, 48), jedoch ebenfalls ohne genauen Parallelismus. Aber die allerhöchsten Zahlen für das Auge finden sich bei den *Bubonidae* neben äusserst niedrigen Zahlen für das Mittelhirn, 102, 81, 56 neben 13, 14, 15 ! Ebenso sind die Mittelhirn-Indizes neben den sehr hohen Augenwerten der *Falconidae* (67, 59, 50, 44) recht niedrig (20, 18, 20, 21). Ferner finden sich unter den *Corvidae* neben Mittelhirnziffern von 15-20 Augen-Indizes von 27-40, dagegen neben dem höchsten Wert von *Sturnus vulgaris*, 22, nur eine Zahl von 26. Wir nennen noch *Micropus apus*, wo das Mittelhirn die Zahl 16, das Auge 57 zeigt, während umgekehrt bei *Emberiza citrinella* 27 neben 29 steht ; mit diesen Beispie-

len, die sich sehr leicht vermehren liessen, haben wir wohl klar gezeigt, dass zwar an vielen Stellen der Tabelle Mittelhirn- und Augenwerte in ihrer Höhe zusammentreffen, an ebensovielen Stellen aber das Gegenteil der Fall ist und niedrige Mittelhirnzahlen neben hohen Augenwerten, niedrige Augenindizes neben hohen Mittelhirnwerten stehen. Unser Schluss muss demnach lauten :

Mittelhirn und Auge sind in ihrer Grösse voneinander unabhängig.

Die Ursachen für die Grösse des Mittelhirns sind also weder in der systematischen Stellung, noch in Beziehungen zur Grösse anderer Gehirnabschnitte, noch in Beziehung zur Grösse des Auges, d. h. zum Grade des Sehvermögens zu erkennen.

4. Das Kleinhirn. Die Indizes des Kleinhirns verhalten sich in der Tabelle ähnlich wie die des Mittelhirns : ihre Höhe zeigt keine direkten Beziehungen zur systematischen Reihenfolge.

Die Kleinhirn-Indizes sind von der systematischen Stellung unabhängig.

Wir stellen auch hier die niedrigsten und die höchsten Werte zusammen, und sie zeigen sich über die verschiedensten Familien und Ordnungen verteilt :

Niedrigste Werte.		Höchste Werte.	
Cacatuidae.	16,19	*Alcidae.*	36
Psittacidae.	18,21	*Copsychus, Saxicola,*	36,33,
Loriidae.	19	*Phoenicurus.*	30
Corvidae.	18-21	*Peristeridae.*	35-31
Bubonidae.	21-23	*Podicipedidae.*	35
Turdus merula.	21	*Columbidae.*	34
Pelecanidae.	22	*Treronidae.*	33-31
Gruidae.	22	*Ciconiidae.*	32
Passer domesticus.	22	*Florida coerulea.*	32
		Oedemia nigra.	32
		Tragopan caboti.	31
		Accipiter nisus.	31
		Hirundinidae.	31,30
		Paroaria larvata.	31

Die Zwischenglieder zwischen den Grenzenwerten bilden eine ebenso bunte und ungewohnte Familien- und Ordnungsfolge wie die Indexreihe des Mittelhirns; Beziehungen zwischen Kleinhirngrösse und systematischer Anordnung der Vögel bestehen also keine. Dafür spricht auch die Tatsache, dass bei den 12 Familien der *Passeriformes* fast alle überhaupt auftretenden Werte, nämlich 18-36 (von 16-36), vorkommen.

Die Erklärung für das Grössenverhältnis des Kleinhirns ist nach den bisherigen Erfahrungen an diesem Organ der Koordination aller Bewegungen, wie sie besonders die Fische lieferten, vor allem im Vermögen der Lokomotion beziehungsweise in seiner Abstufung zu suchen. Die Kleinhirngrösse muss also in bestimmten Beziehungen zur Lebensweise der Vögel stehen; beispielsweise müssen, wenn diese Erklärung zutreffen soll, die höchsten Indizes sich bei den besten Fliegern finden. In der Tat haben denn auch die höchsten Werte die *Columbiformes* (31-35), *Hirundinidae* (30-31), *Cypselidae* (30), *Falconidae* (28-31), *Ciconiidae* (32), *Laridae* (30), unter den *Passeriformes* die Zugvögel: *Mottacillidae* (30), *Sturnidae* (29), die ziehenden Arten der *Turdidae* (30-36) und der *Fringillidae* (29-31); ferner fallen durch oft extrem hohe Werte die tauchenden und stosstauchenden Vögel auf: *Alcidae* (36), *Podicipedidae* (35), *Alcedinidae* (30), *Cinclidae* (29), *Sulidae* (26), die allerdings zum Teil zugleich Zugvögel sind. Von diesen Maximalwerten nehmen die Zahlen allmählich ab bis zu den weniger beweglichen Strich- und Standvögeln. Die niedrigsten Werte haben Eulen, Rabenvögel und Papageien, alles Familien von nur zum Teil guter, zum Teil geringer, jedenfalls nie allererster Flugfähigkeit. Interessant ist, dass unsere Corviden als ausgeprägte Stand- und Strichvögel Werte von 18-21, der nah verwandte Zugvogel *Sturnus vulgaris* dagegen den hohen Wert von 29 besitzt.

Bei diesen Feststellungen muss allerdings die Wulstzahl des quergefurchten Vermis des Kleinhirns in gewissem Grade berücksichtigt werden, da sie sicher die Leistungsfähigkeit des Organs mitbedingt, mit der absoluten Grösse zusammen deren

Ausdruck darstellt. Die sechste Kolonne unserer Tabelle führt die ermittelte Zahl der äusserlich am Kleinhirn sichtbaren Wülste (Gyri) für jede Art auf. Sie kann sowohl für die einzelne Art [1], wie für die Familie um drei Punkte schwanken, in andern Fällen aber sich sehr konstant verhalten. Ihre Einbeziehung bringt, wenn sie auch am allgemeinen Resultat nichts ändert, da und dort eine kleine Korrektur an ; die wichtigsten Fälle, in denen eine hohe Faltenzahl dem Kleinhirn-Index erhöhten Wert verleiht, sind folgende : *Struthionidae, Dromaeidae, Alcidae, Laridae, Ibididae, Ciconiidae, Sulidae, Pelecanidae, Falconidae, Rhamphastidae, Corvidae.*

Obschon der Zusammenhang zwischen Kleinhirngrösse und Bewegungsfähigkeit in den Grundzügen wohl unverkennbar ist, so ist er doch kein absoluter, durchgehender. Abweichungen lassen sich in der Tabelle unschwer finden ; so weisen die allerbesten Flieger, die *Cypselidae* und *Hirundinidae,* nicht die höchsten Kleinhirnwerte auf, noch die höchsten Wulstzahlen. Deshalb erinnern wir daran, dass das Kleinhirn der einzelnen Art oft ziemlich stark variiert und dass zwei Drittel der Arten nur durch ein Individuum vertreten sind ; vielleicht sind die auffälligsten Abweichungen im zu wenig zahlreichen Material begründet. Aber auch innerhalb der gut vertretenen Familien schwanken die Werte in ziemlich weiten Grenzen, ohne sich immer mit der Flug- und Bewegungsfähigkeit zu decken ; möglicherweise helfen noch andere funktionelle Beziehungen die Kleinhirngrösse bestimmen. Ueberdies — um bereits gesagtes zu wiederholen — würden wir auch einer einfachen, klaren, durchgehenden Reihe kein für die Deutung des Organs und seiner Grössenunterschiede entscheidendes Gewicht beimessen. Wir benutzen ja die Zahl vor allem als Ausdruck morphologischer, nicht funktioneller Werte und Beziehungen ; es genügt uns daher ein allgemeiner Hinweis auf die mutmasslichen Gründe der jeweiligen Kleinhirngrösse.

[1] s. Tabellen zu « Die einzelne Art », S. 37-38, 40-42.

Schliesslich sei erwähnt, dass die Grösse des Kleinhirns sich in gewisse Beziehung bringen lässt zu der des Auges; in der Uebersichtstabelle wird man sehr häufig, wenn auch nicht immer, neben hohen Kleinhirn-Indizes hohe Werte für das Auge finden, niedrige Augenwerte neben niedrigen Kleinhirnzahlen. Eine plausible Erklärung ist gegeben: Bewegungsfähigkeit und Sehvermögen müssen in einem bestimmten Zusammenhange stehen. Es braucht dieser kein durchgehender und absoluter zu sein; freilich fallen so starke Abweichungen wie etwa die Zahlen der *Bubonidae* auf, wo neben den höchsten Augenindizes sehr niedrige Kleinhirnziffern stehen. Aber das Eulen-Auge ist wohl dem Auge der Tagvögel nicht ohne weiteres gleichzusetzen.

Noch einige Worte über die Grösse der Flocculi. Die Gestalt dieser seitlichen Teile des Kleinhirns, über die später ausführlicher gesprochen werden soll, ist eine sehr verschiedene, und ihre Abgrenzung gegenüber dem Vermis meist wenig oder gar nicht ausgeprägt, so dass ihre Grösse in Zahlen wie in Worten schwierig zu fassen ist. Im allgemeinen entspricht sie der in den Indizes ermittelten Kleinhirngrösse, doch kommen auch einige Ausnahmen vor; am stattlichen Kleinhirn der *Tinamidae* und der *Cypselidae* z. B. sind die Flocculi ziemlich klein, ebenso bei den *Laridae* und den *Columbiformes*, dagegen am kleinen Hinterhirn der *Bubonidae* und der *Turdidae* recht ansehnlich entwickelt. Zur Veranschaulichung des Verhaltens in den einzelnen Gruppen sollen wiederum unsere Figurenreihen dienen.

5. Das Nachhirn. Für das Nachhirn ist vielleicht aus der Tabelle wieder eine bestimmte Gesetzmässigkeit der Index-Aenderung ersichtlich: eine allmähliche Abnahme in der aufsteigenden systematischen Reihe. Die *Ratiten* können wir auch nach den Nachhirn-Indizes als besondere Gruppe oder Reihe betrachten. Innerhalb der *Carinaten*-Reihe sind aber die Schwankungen sehr bedeutend, die Unregelmässigkeiten gross; zu wiederholten Malen gehen in der Reihe die Zahlen auf 20 und 19 hinauf, Zahlen, die wir schon bei den *Galliformes* fin-

den[1]. Auch stehen zwar die niedrigsten Werte am Ende der Reihe, die allerhöchsten dagegen nicht am Anfang, sondern nahe der Mitte (*Phoenicopteridae* 24, *Anatidae* 21-23).

Vergleichen wir die Indizes mit denen des Vorderhirns, so finden wir, noch viel ausgesprochener als für das Zwischenhirn, dass die vermutete allmähliche Abnahme mit der Zunahme des Vorderhirns nicht parallel geht, vielmehr ganz eigene Wege einschlägt. Eine Aufstellung der Ordnungen nach dem Nachhirn-Index ergibt gegenüber dem System von SHARPE ein sehr stark verändertes, umgestelltes Bild.

Es ist daher wohl vorsichtiger zu sagen :

Für das Nachhirn stehen die hohen Werte im allgemeinen am Anfang, die niedrigen am Ende der systematischen Reihe, doch sind sie durch kein regelmässiges Abfallen, sondern durch sprunghafte, oft sehr starke Schwankungen verbunden.

Möglich ist auch, dass ein umfassendes Material Beziehungen zwischen Nachhirngrösse und systematischer Stellung direkt verneinen würde. Die Grösse des Nachhirns, als eines Zentrums des animalischen Lebens, speziell der Eingeweidefunktionen, würde dann vielleicht, ähnlich wie die des Kleinhirns, weniger von morphologisch-systematischen Eigenschaften als direkt von den äusseren Umständen der Lebensweise abhängig sein.

Durch die Messungen wurde die interessante Tatsache festgestellt, dass der Transversaldurchmesser des Rückenmarks, relativ genommen, ungefähr mit der aufsteigenden systematischen Reihenfolge abnimmt. Wir illustrieren dies am besten durch einige absolute Maasse, die wir in Vergleich setzen mit dem Transversaldurchmesser des Opticus. Der relative Wert des Opticus-Durchmessers bleibt, bei starken Schwankungen in Art und Familie, im Mittel durch die ganze Reihe ungefähr gleich ; doch zeigt er zugleich gewisse Beziehungen zur Grösse

[1] *Melopsittacus undulatus, Upupa epops, Copsychus saularis* und *Saxicola oenanthe, Ploceidae.*

des Auges, so dass wir Formen mit extremen Augen-Indizes ausschliessen müssen.

Art.	Opticus. (ca in halber Länge gemessen)	Medulla spinalis. (ca 1/8 Hirnlänge hinter dem 1. Spinalnervenpaar gemessen)
Dromaeus novae hollandiae	4 mm.	7,5 mm.
Pavo cristatus.	3,5	5
Fulica atra.	2,5	4
Anthropoides virgo.	3,5	4,5
Syrnium aluco	2,5	3,5
Picus viridis.	2	2,5
Cinclus cinclus.	1,5	1,75
Emberiza citrinella.	1,5	1,5
Delichon urbica.	1,25	1
Pica pica.	3	2,5
Corvus corone.	4	3

Während also bei den *Dromaeidae* der Rückenmarksdurchmesser fast doppelt so gross ist als der des Opticus, ist er bei den *Corvidae* um einen Viertel kleiner. Wir geben freilich dieses Resultat mit dem Vorbehalt, dass diese Messungen sehr abhängig sind von der Konservierung, und dass wir die starken Schwankungen dieser « Reihe » betonen. Aber es ist doch wohl ein Entwicklungsprinzip darin unverkennbar: in diesen Maassen manifestiert sich das immer mehr ansteigende Uebergewicht des Gehirns über das Rückenmark.

6. Zusammenfassung der Resultate. Systematisches. Die fünf Gehirnabschnitte zeigen in Bezug auf ihre Grössenverhältnisse in der systematischen Reihe folgendes Verhalten :

1. Das Vorderhirn nimmt allmählich zu.
2. Das Zwischenhirn nimmt allmählich ab.
3. Das Mittelhirn zeigt starken Wechsel in der Grösse; diese steht in keiner deutlichen Beziehung zum Sehvermögen.
4. Das Kleinhirn besitzt sehr wechselnde Grösse; sie steht in deutlicher Beziehung zur Bewegungsfähigkeit.

5. Das Nachhirn zeigt möglicherweise eine allmähliche Abnahme; sie ist aber nicht vollkommen klargestellt. Vorderhirn, Zwischenhirn und Nachhirn sind in ihrer Entwicklung bis zu gewissem Grade voneinander unabhängig.

Wir haben bisher das System der Vögel, wie es sich nach den Forschungen der letzten Jahrzehnte gestaltete, als eine feste, gegebene Reihe betrachtet und das Verhalten des Gehirns in ihr untersucht. Da aber die Ausbildung des Gehirns, speziell die Grösse des Vorderhirns, in gewissem Sinne als Ausdruck der Entwicklungsstufe eines Vogels gelten darf, können wir die Betrachtungsweise auch einmal umkehren. Wir lösen die gegebene, nach wesentlich anderen Organisationsmerkmalen aufgestellte Reihe auf und ordnen die Glieder neu, indem wir die Ordnungen nach ihren Vorderhirn-Indizes anreihen und in Zweifelsfällen den Zwischenhirn-Index berücksichtigen. Dann untersuchen wir Aufeinanderfolge und Verhalten der systematischen Einheiten in dieser Reihe. Selbstverständlich ist diese Anordnung ein Versuch, abhängig vom vorhandenen Material. Sie will auch nicht etwa eine neue Ordnungsfolge sein; systematische, vor allem phylogenetische Beziehungen lassen sich ja nicht in einer Reihe, wohl kaum in einer Stammbaumtafel klar ausdrücken. Unsere Reihe soll nur zur Gewinnung allfälliger systematisch verwertbarer Hinweise dienen, die das Verhalten des Gehirns geben kann.

Die in der Tabelle gegebenen Durchschnittswerte sind berechnet als Mittelwerte sämtlicher Arten einer Ordnung.

Ordnung.	Vorderhirn-Index	Zwischenhirn-Index	Mittelhirn-Index	Kleinhirn-Index	Nachhirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Casuariiformes.	58	12	11	25	18	14	48
Struthioniformes.	58	9	11	28	21	13	54
Tinamiformes.	62	15	24	28	22	7	53
Galliformes.	64,7	14,6	23,2	27,9	20,3	8,4	43
Cuculiformes.	66	14	22	30	18	9	50
Alciformes.	66	12	20	36	20	12	48

Ordnung.	Vorderhirn-Index	Zwischenhirn-Index	Mittelhirn-Index	Kleinhirn-Index	Nachhirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Gruiformes.	67	12	15	22	18	8	36
Pelecaniformes.	67,5	10	12,5	24	18,5	13,5	32
Ralliformes.	68,7	13,4	22,1	27,3	20,7	7,4	35,3
Ardeiformes.	68,75	12,75	18,25	29,5	19,25	10,5	37,75
Accipitriformes.	68,75	11,25	19,75	29	16	11,5	55
Columbiformes.	69,6	15,3	28,3	32,9	20,3	8,4	48,4
Lariformes.	71	13	23	30	18	11	44
Scansores.	71	12,5	19,5	27,5	16,5	11,5	49,5
Coraciiformes.	71,7	10,5	20,75	28,25	18,5	9,25	43,4
Charadriiformes.	72	12,3	24	27,3	20	7,7	48,3
Podicipediformes.	73	13	27	35	21	7	34
Phoenicopteriformes.	73	11	12	30	24	11	21
Anseriformes.	73,25	13,1	18	27,9	22,2	8,4	31,75
Strigiformes.	73,4	11,2	13,6	22	16,4	9,4	65,4
Passeriformes.	83	9,2	21,4	26,1	16,3	8,9	30
Psittaciformes.	84	9,9	16,4	19,3	17	9,9	22,3
Piciformes.	84	9	16	25	17,5	10	34,2

Wir heben als systematisch bedeutsam folgende Fälle hervor:

1. Die *Ratitae* sind eine von den *Carinatae* deutlich geschiedene Gruppe. (Vorderhirn-, Zwischenhirn-, Mittelhirn-Indizes). Nach der Zwischenhirn-Differenz lässt sich vermuten, dass vielleicht auch innerhalb der *Ratitae* eine gewisse Reihe, eine Stufenfolge festgestellt werden könnte.

2. Die *Tinamiformes*, von Pycraft wegen des Verhaltens ihres Vomer mit den *Ratitae* zur Gruppe der *Palaeognathae* vereinigt und allen übrigen *Carinatae* als der Gruppe der *Neognathae* gegenübergestellt, werden durch ihre Gehirn-Indizes überaus klar an die Basis der *Carinatae* versetzt, neben beziehungsweise vor die *Galliformes*. Von den *Ratitae* trennen sie ausser dem Vorder- und Zwischenhirn-Index besonders auch der Mittelhirn-Index und die Wulstzahl des Kleinhirns; alle diese Werte zeigen deutliche Uebereinstimmungen mit denen der *Galliformes*.

3. Die *Cuculiformes*, von Gadow mit den *Psittaciformes* zu-

sammengebracht, von SHARPE zwischen *Coraciiformes* und *Passeriformes* gestellt, treten hier nach ihrem Grosshirn-Index als drittes Glied der Carinatenreihe auf. Und das auch, nachdem wir *Cuculus canorus*, als möglicherweise zu junges Tier, vorsichtshalber ausgeschaltet haben. Auch wenn wir annehmen, dieser Wert sei ein Variationsminimum, so würde das Mittel höchstens 2-3 Punkte über ihm, also weit von den *Psittaciformes* entfernt stehen. Diese auffallende Tatsache verdient jedenfalls eine genaue Untersuchung.

4. Die *Pelecaniformes*, von SHARPE über die *Anseriformes* gestellt, stehen hier bedeutend tiefer. Es fällt dies weniger auf, weil sie auch andere primitive Charaktere, so ein fast genau in der Fortsetzung der Schädelaxe gelegenes Formen occipitale besitzen.

5. Die *Accipitriformes* und die *Strigiformes* sind weit getrennt. Dadurch wird die heute wohl allgemein anerkannte Trennung dieser beiden Gruppen noch stark akzentuiert. In den Verhältnissen des Zwischenhirns und Nachhirns ist freilich eher ein Zusammengehen zu konstatieren; doch erkennen wir dem Vorderhirn die ausschlaggebende Bedeutung zu[1]. Die engeren Beziehungen zwischen den *Strigiformes* und den *Coraciiformes,* die GADOW zur Vereinigung dieser beiden Gruppen veranlassten, finden in den Grössenverhältnissen des Gehirns keine deutliche Ausprägung.

6. Die *Coraciiformes*, meist unmittelbar vor die *Piciformes* und *Passeriformes* gestellt, sind nach ihren Gehirnwerten um einige Stufen von ihnen abgerückt; vor allem stellen sich über sie und fallen dadurch auf die *Podicipediformes*, *Phoenicopteriformes* und *Anseriformes.*

Unter die *Coraciiformes* reihen SHARPE und GADOW die *Cypselidae* ein; FÜRBRINGER stellte sie als *Macrochires* zu seinen *Pico-Passeriformes,* und zwar zuallernächst den *Passeres,* ge-

[1] Es sei auch, ohne diesen Punkt näher erörtern zu wollen, darauf hingewiesen, dass die *Accipitriformes* direkt über die *Ardeiformes* zu stehen kommen; beide Gruppen werden ja neuerdings in nähere Beziehungen gebracht. (Vgl. auch die Figurenreihe.)

mäss ihren zahlreichen Uebereinstimmungen mit den *Hirundinidae*, die aber sicher als isomorphe Anpassungen an die Lebensweise zu deuten sind. Die Gehirnverhältnisse sind folgende: Die Indizes des Vorderhirns, Zwischenhirns und Nachhirns der *Cypselidae* stehen denen der *Halcyonidae* und *Bucerotidae* nahe, sind dagegen, besonders der Grosshirn- und der Nachhirn-Index, von denen der *Hirundinidae* beträchtlich verschieden. Die Gadow'sche Auffassung findet also in den Gehirnverhältnissen ihre Bestätigung.

7. Die *Psittaciformes* und die *Piciformes* stehen mit ihren Mittelwerten noch etwas über denen der *Passeriformes*: diese drei Gruppen können nach ihren Gehirnwerten als die höchststehenden, ungefähr in einer Linie befindlichen Vögel gelten. Damit stimmt die lang bekannte Tatsache überein, dass die intelligentesten Vögel (gewisse *Psittacidae*, *Sturnidae*, *Corvidae*) zu den *Psittaciformes* und *Passeriformes* gehören. Die lange herrschende Ansicht (Linné, Cuvier, Gray, Temminck, Swainson), dass die Raubvögel an die Spitze des Vogelreiches zu stellen seien, ist nach dieser Untersuchung wohl definitiv widerlegt, geschweige erst jene Meinung, die in den *Ratitae* die höchstentwickelten aller Vögel sah. Dagegen ist die Frage, ob die *Psittaciformes*, wie Illiger, Bonaparte, A. Brehm, Dubois entschieden, oder ob die *Passeriformes* als hoechster Gipfel der Vogelreihe anzusprechen seien, wie Sundevall, Cabanis, Palater und andere postulierten, auch von unserem Gesichtspunkte aus schwer zu beantworten. Manches, so das Verhalten des Zwischen- und des Nachhirns, spricht allerdings zugunsten der *Passeriformes*, trotz ihrem niedrigeren Grosshirn-Index.

8. Noch sei ein Spezialfall herausgegriffen: Bumm fand bei *Lanius excubitor* als Vertreter der *Laniidae* zwischen Grosshirn und übrigem Gehirn ein Gewichtsverhältnis von 1.57 : 1 und stellt ihn in dieser Beziehung zu den *Accipitriformes*, für die er ein Verhältnis von 1.61 : 1 findet, während die *Passeriformes* ein solches von 2.79 : 1 im Durchschnitt zeigen. Unsere Artentabelle aber führt, nach unserer Berechnungsweise, für

Lanius excubitor einen sehr hohen Vorderhirn-Index und auch sonst volle Uebereinstimmung mit den *Passeriformes* an.

Ausser diesen besonders interessanten Fällen zeigt unsere Tabelle verschiedene Umstellungen in der Reihenfolge der Ordnungen, die wir aber, weil durch erweitertes Material stark beinflussbar, nicht besonders hervorheben wollen. Wir betonen nur die hohe Stellung der *Phoenicopteriformes* und *Anseriformes*, weil BUMM nach seinen Grosshirnwägungen den *Anseriformes* die gleiche Stelle gibt.

Zum Schluss geben wir noch eine Tabelle der Mittelwerte für die Familien, um deren Reihenfolge innerhalb der Ordnungen nach unseren Resultaten darzustellen[1]. Sie besitzt natürlich durchaus provisorischen Charakter, eine einigermassen gesicherte Reihenfolge könnte nur aus einem umfangreichen Individuenmaterial gewonnen werden.

Ordnung. Familie.	Vorder-hirn-Index	Zwischen-hirn-Index	Mittel-hirn-Index	Klein-hirn-Index	Nach-hirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Casuariiformes.							
Dromaeidae.	58	12	11	25	18	13	48
Struthioniformes.							
Struthionidae.	58	9	11	28	21	14	54
Tinamiformes.							
Tinamidae.	62	15	24	28	22	7	53
Galliformes.							
Phasianidae.	64,4	14,5	22,9	28,4	20,4	8,6	44,1
Odontophoridae.	67	15	26	24	20	7	34
Cuculiformes.							
Cuculidae.	66	14	22	30	18	9	50
Alciformes.							
Alcidae.	66	12	20	36	20	12	48
Gruiformes.							
Gruidae.	67	12	15	22	18	8	36
Pelecaniformes.							
Sulidae.	65	10	14	26	18	15	34
Pelecanidae.	70	10	11	22	19	12	30

[1] Die Grundsätze der Anordnung sind die gleichen wie in der Haupttabelle S. 45-49.

Ordnung. Familie.	Vorder-hirn-Index	Zwischen-hirn-Index	Mittel-hirn-Index	Klein-hirn-Index	Nach-hirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Ralliformes.							
Rallidae.	68,7	13,4	22,1	27,3	20,7	7,4	35,3
Ardeiformes.							
Ciconiidae.	64	12	18	32	20	12	43
Ardeidae.	66	14,5	20,5	29,5	18	8,5	41
Ibididae.	79	10	14	27	21	13	26
Accipitriformes.							
Falconidae.	68,75	11,25	19,75	29	16	11,5	55
Columbiformes.							
Columbidae.	69	15	27	34	21	9	48
Treronidae.	69,5	14,5	26	32	20	9	51,5
Peristeridae.	69,75	15,75	29,75	33	20,25	8	47
Lariformes.							
Laridae.	71	13	23	30	18	11	44
Scansores.							
Rhamphastidae.	71	12,5	19,5	27,5	16,5	11,5	49,5
Coraciiformes.							
Halcyonidae.	69	11	25	30	17	9	44
Bucerotidae.	70	10	19	26	18	11	41
Cypselidae.	72	9	16	30	19	8	57
Upupidae.	76	12	23	27	20	9	31
Charadriiformes.							
Charadriidae.	72	12,3	24	27,3	20	7,7	48,3
Podicipediformes.							
Podicipedidae.	73	13	27	35	21	7	34
Phoenicopteriformes.							
Phoenicopteridae.	73	11	12	30	24	11	21
Anseriformes.							
Anatidae.	73,25	13,1	18	27,9	22,2	8,4	31,75
Strigiformes.							
Bubonidae.	73,25	11,25	14	21,75	16	9,5	72
Strigidae.	74	11	12	23	18	9	39
Passeriformes.							
Tyrannidae.	71	11	24	28	18	11	46
Ampelidae.	74	10	21	24	16	10	30
Turdidae.	77,2	10,2	23	28,8	16,8	9,2	41,2
Laniidae.	82	10	20	26	15	8	45

Ordnung. Familie.	Vorder-hirn-Index	Zwischen-hirn-Index	Mittel-hirn-Index	Klein-hirn-Index	Nach-hirn-Index	Wulstzahl des Kleinhirns	Augen-Index
Corvidae.	82,7	8	16,8	19,7	13,5	10,7	33,3
Hirundinidae.	83	9,5	19	30,5	15,5	9	44
Motacillidae.	83	9	24	30	17	7	32
Tanagridae.	85	10	22	28,5	16,5	8	38,5
Fringillidae.	85,7	8,8	26	25,5	17,3	8,1	27,7
Ploceidae.	88	8,5	21,5	29,5	19	7	31,5
Cinclidae.	89	10	24	29	18	10	27
Sturnidae.	89	9	22	29	15	8	26
Psittaciformes.							
Cacatuidae.	78,5	9,5	13,5	17,5	14,5	10	23
Loriidae.	83	10	16	19	18	11	22
Psittacidae.	87	10	17	20,25	18	9,5	22
Piciformes.							
Picidae.	84	9	16	25	17,5	10	30

Auch diese Zahlenreihen bieten manches systematisch Interessante und auffallende. Allgemein ist zu sagen, dass die vorhandenen Index-Differenzen unter den Familien einer Ordnung um so grösser sind, je heterogener die Ordnung ist (Ausnahmen auch hier ausgeschieden); die sehr nahe verwandten Familien der *Galliformes*, der *Columbiformes* und der *Strigiformes* besitzen geringe, die oft etwas willkürlich vereinigten oder in besondereren Unterordnungen untergebrachten Familien der *Pelecaniformes*, *Ardeiformes* und *Coraciiformes* dagegen beträchtliche Unterschiede. Dass in der immensen Ordnung der *Passeriformes* die Differenzen, besonders des Vorderhirn-Index, sehr gross sind, verwundert weniger als die starken Sprünge in der höchst einheitlichen Gruppe der *Psittaciformes*. — Als interessante Einzelfälle heben wir zwei Familien besonders hervor: einmal die *Ibididae* mit der Grosshirnindexdifferenz von 13 Punkt gegenüber der nächsten *Ardeiformes*-Familie, und einer ganz eigenartigen Indexreihe; ob sich hier nicht eine tiefer begründete systematische Selbständigkeit der *Ibididae* anzeigt? Zweitens sei erwähnt die auffällig tiefe Stellung der *Corvidae* unter den übrigen *Passeriformes*-Familien, während sie SHARPE, der Intelligenz nach

mit Recht, an ihre Spitze stellt. Dazu sei die Beobachtung erwähnt, dass mehrfach *Anseriformes*, *Strigiformes*, *Psittaciformes*, in der Uebersichtstabelle S. 46 u. 47) die kleinen Arten die höheren Grosshirn-Indizes zeigen als die grossen; allerdings ist gerade bei den *Corvidae* und auch in andern Familien das Gegenteil der Fall. Ob daher eine Erklärung in dieser Richtung zu finden wäre, ist fraglich.

Die Lagerungsverhältnisse.

Im vorigen Abschnitt der Untersuchung haben wir festgestellt, dass die einzelnen Teile des Gehirns in der systematischen Reihe beträchtliche Grössenunterschiede aufweisen, die teils gesetzmässig mit der Reihe fortschreiten, teils in Beziehung zu gewissen Seiten der Lebensweise zu bringen sind oder auch keine direkte Erklärung zulassen.

Bei den Vögeln ist die Stellung der fünf Gehirnabschnitte, von der Dorsalseite her betrachtet, nicht mehr die einfache der Amphibien oder vieler Reptilien, bei denen alle fünf in einer Geraden hintereinander liegen. Sondern, wie wir bereits bei der allgemeinen Beschreibung des Gehirns ausgeführt haben, es überdecken die mächtigen Grosshirn-Hemisphären, in Fortsetzung der bei den Reptilien einsetzenden Entwicklung, auf der Dorsalseite das Zwischenhirn vollständig, reichen auch noch über die beiden Mittelhirnhügel hinüber und grenzen direkt an das Kleinhirn an. Statt der einreihigen, geraden Hintereinanderlagerung findet sich also bei den Vögeln eine gebrochene Anordnung, eine mehrfache Ueberschiebung beziehungsweise Unterlagerung.

Während daher bei den Amphibien und Reptilien eine Aenderung der Grössenverhältnisse ohne gleichzeitige Aenderung der Lagerung der Gehirnabschnitte meist möglich ist, ist dies bei den Vögeln so gut wie ausgeschlossen; die oft sehr starken Grössendifferenzen müssen hier notwendig die Lagerungsverhältnisse beeinflussen.

Die individuellen Variationen der Lagerung bei einer Art sind allerdings zu wenig bedeutend, als dass wir sie zum Ausgangspunkt der Betrachtung machen könnten. Wir gehen daher sogleich zur systematischen Vergleichung über, die wir an Hand der beigegebenen Figurenreihe (Fig. 5—36) vornehmen. In ihr ist jede Ordnung durch ein typisches, meist ungefähr den Mittelwert repräsentierendes Gehirn vertreten, während für die mehr heterogenen Ordnungen und die umfangreiche Gruppe der *Passeriformes* mehrere Figuren gegeben sind. Ihre Anordnung folgt den Grössenverhältnissen, also speziell der Reihe der Vorderhirn-Indizes. (Vgl. Tabellen, Seite 61, 65-67). Wir verwenden die vertretenen Arten in in den beiden folgenden Abschnitten der Untersuchung fast ausschliesslich als Beispiele und begnügen uns beim Zitat der Einfachheit halber mit dem Gattungsnamen.

A. *Systematische Vergleichung.*

Wiederum verfolgen wir zunächst jeden Gehirnabschnitt für sich.

Das Grosshirn ändert in seiner vorderen Partie, trotz vielen kleineren und grösseren Unterschieden der Form, seine Stellung nicht; dagegen schiebt es sich in seinen hinteren Teilen allmählich über die Mittelhirnhügel hinüber und verdeckt sie bei den höchsten Gruppen für die Dorsalansicht vollständig, indem es zugleich, nach Massgabe der Kleinhirn-Grösse, auch den Vermis des Kleinhirns mehr und mehr umfasst. Die nach der Ventralseite verlagerten Hügel des Mittelhirns werden von den seitlichen Partien der Hemisphären zusehends mehr umwölbt. Aus diesen Verhältnissen muss geschlossen werden, dass die Grössenzunahme des Vorderhirns wesentlich in seinem hinteren Teile stattfindet.

Die Stellung der Lobi olfactorii ändert sich in der systematischen Reihe insofern, als sie bei den niederen Gruppen im allgemeinen nach vorn gerichtet ist, bei den höheren dagegen mehr nach unten, so dass sie oft in der Dorsalansicht

unsichtbar sind. Doch gibt es zahlreiche Ausnahmen, da die Grösse hierbei eine wichtige Rolle spielt: wir verweisen nur auf *Phœnicopterus* und *Tadorna*. Auch die Beugungsverhältnisse sind von Bedeutung (Scheitelbeuge!); doch ist ein einfacher Ausdruck für ihre Rolle schwierig zu finden. Im weiteren können die beiden Lobi olfactorii bis zur Spitze eng verbunden oder aber im selteneren Fall bis in geringere oder grössere Entfernung von der Basis isoliert sein. Ja, im extremen und überaus charakteristischen Bild der Ratiten sind beide Lobi bis zur Basis getrennt, jeder steht an einem Hemisphärenende in einiger, wenn auch geringer Entfernung von der Medianspalte. Der Fall von *Lorius* und der *Psittaciformes* überhaupt, bei denen die Lobi olfactorii ebenfalls getrennt sind, ist auf besondere Verhältnisse zurückzuführen und gelangt später zur Sprache.

Das Zwischenhirn ändert in der Ventralansicht seine Lage nicht oder nur sehr gering; es bleibt, in jeweiliger Anpassung an die Stellung der benachbarten Hirnbezirke, stets ungefähr zentral gelegen. Die allmähliche Grössenabnahme in der systematischen Stufenleiter hat dagegen ein allmähliches Zurücktreten des Zwischenhirns gegenüber den andern Teilen zur Folge; unsere seitlichen Ansichten zeigen das sehr klar, zugleich auch, dass die Mittelhirngrösse das Bild mitbestimmen hilft: je grösser der Mittelhirnhügel, um so weniger tritt das Zwischenhirn hervor.

Die Hypophysis kann ihre Stellung längs der Medianlinie etwas verschieben. Im allgemeinen ist bei den niederen Gruppen ihr vorderer Ansatzrand ungefähr in der Mitte des Zwischenhirns gelegen und verschiebt sich bei den höheren Formen allmählich nach hinten. Die Unterschiede sind jedoch gering; eine deutliche Reihe lässt sich nicht feststellen. Bei einigen Formen (*Ciconia*, *Phœnicopterus*) ist die Ansatzstelle verschoben: statt eines terminalen Ansetzens der Hypophyse findet eine dorsale Anheftung statt, der Vorderrand ist frei. Doch schwankt dieses Verhalten schon innerhalb einer Familie.

Sehr konstant ist die Lagerung der Epiphysis in der

Bucht, die die hinteren Hemisphärenränder bilden, unmittelbar am Vorderende des Kleinhirns; je nach den Wölbungsverhältnissen dieser Teile liegt sie tiefer eingesenkt, oder ungefähr in der allgemeinen Umrisslinie. *(Anthropoides-Podiceps.)*

Die verhältnismässig stärkste, wenn auch absolut nicht sehr grosse Lagerungsänderung erfährt das Mittelhirn. Bei den primitiven Formen sind seine beiden Hügel, in der seitlichen Ansicht, mit ihrer Längsaxe mehr oder weniger schräg zur Längsaxe des Gehirns gestellt, bei den höchst stehenden Ordnungen liegen sie dagegen mehr oder weniger ausgesprochen horizontal, also in der Längsrichtung des Gehirns. Zugleich werden sie vom Kleinhirn, an das sie ursprünglich in ihrer hinteren und dorsalen Partie direkt angrenzen, fortschreitend abgedrängt, bis zuletzt in der Seitenansicht kein unmittelbarer Kontakt mehr feststellbar ist. Die Seitenansicht drängt die Erklärung für diese Vorgänge direkt auf: es sind die Grosshirnhemisphären, die infolge ihrer mächtigen Ausdehnung in kaudaler Richtung die Mittelhirnhügel nach unten und vom Kleinhirn abdrängen und ihre Axe in die Horizontale umlegen.

Das Kleinhirn ändert seine Stellung nur wenig; beim Durchgehen der Figurenreihe finden wir lediglich eine allmähliche Steilerstellung seiner Längsaxe und eine entsprechende Senkung der Vertikalaxe nach hinten, also eine Drehung seines Axenkreuzes in der Vertikalen, dagegen keine seitlichen Verschiebungen. Daher scheint sich das Kleinhirn allmählich zu verkürzen, welcher Eindruck verstärkt wird durch den fortschreitend steileren Abfall; ob es sich aber um eine wirkliche Verkürzung oder um eine zunehmende Ueberlagerung durch das Vorderhirn handelt, kann ohne Zergliederung des Gehirns nicht festgestellt werden. Jedenfalls ist die Ursache der Stellungsänderung auch hier in der kaudalen Vergrösserung der Hemisphären zu suchen, die den Vermis seitlich mehr und mehr umfassen.

Die Lage der Flocculi bleibt im wesentlichen dieselbe, scheinbare Abweichungen erklären sich besser aus ihrer Grösse und Form.

Am Nachhirn kann ein eigentlicher Lagerungswechsel nicht nachgewiesen werden. Es scheint zwar (Ventralansichten!) mehr und mehr nach vorn zu rücken, oder — sit venia verbo — immer mehr auf die Hemisphären hinauf zu gelangen. Diese Stellungsänderung ist aber nur eine scheinbare, hervorgerufen durch die Ausdehnung der Hemisphären nach hinten zu, zu beiden Seiten des Nachhirns. Die seitlichen Ansichten zeigen denn auch kaum eine Lageschwankung, dagegen verschiedene Schwankungen der Wölbungs- beziehungsweise Beugungsverhältnisse. Nicht um Stellungs-, sondern um Grössenunterschiede handelt es sich, wenn das Nachhirn, von der Dorsalseite gesehen, bei einigen Formen (*Sula*, *Pelecanus*, *Porphyrio*, *Ciconia*, *Pernis*, *Anthracoceros*) die Basis des Kleinhirns in geringerem oder grösserem Masse umfasst; umgekehrt kann in der Ventralansicht die Kleinhirnbasis die Flanken des Nachhirns überragen (*Ibis*, *Charadrius*, *Phœnicopterus*).

Die Lagerungsverhältnisse eines Gehirnabschnittes werden nach diesen Ausführungen allgemein bestimmt durch die Grösse des Vorderhirns. Für den einzelnen Fall sind jedoch die Grössenverhältnisse aller benachbarten Teile zu berücksichtigen; sie können das Bild öfters nach verschiedener Richtung modifizieren. Auch die Formverhältnisse (Länge, Breite, Wölbung) spielen eine gewisse, wenn auch untergeordnete Rolle. Es würde zu weit führen, den Einfluss der grossenteils minimalen Grössendifferenzen im einzelnen genau nachzuweisen. Nur die wichtigste Stellungsänderung, die der Mittelhirnhügel, prüfen wir in dieser Beziehung genauer.

Das Hauptmoment dieser Verschiebung ist die Ausdehnung des Grosshirns; je grösser die Hemisphären, um so stärker die Ueberlagerung. In den extremsten Fällen ragen sie sehr beträchtlich über die Mittelhirnhügel hinweg nach hinten. (Ventral- und Seitenansicht!) Der Gedanke liegt nahe, dass der Grad dieser Verschiebung des Vorderhirns über das Mittelhirn direkt aus dem Vorderhirn-Index abgelesen werden könne. Das trifft im allgemeinen durchaus zu. Aber die Ueberschie-

bungsweite hängt auch ab von der Grösse der Mittelhirnhügel; wir verweisen zum Beleg auf die Figuren von *Columba domestica* (Vorderhirnindex 70, Mittelhirnindex 28), *Anthracoceros convexus* (Vorderhirnindex 70, Mittelhirnindex 19), *Charadrius apricarius* (Vorderhirnindex 72, Mittelhirnindex 29), also dreier Arten von ungefähr gleichem Vorderhirnindex; aber entsprechend der Mittelhirngrösse ist bei *Anthracoceros* die Ueberlagerung fast vollzogen, während bei *Columba* und *Charadrius* die beiden Hügel verhältnismässig wenig bedeckt sind. Ferner ist der Winkel zu berücksichtigen, den die Mittelhirn-Längsaxe in der Ventralansicht mit der des Gehirns bildet; er variiert in bestimmtem Grade; der Grund der Variation ist wahrscheinlich in der allgemeinen Gehirnform zu suchen. Je spitzer er ist, um so weiter ragt das Hügelpaar nach hinten; je stumpfer er ist, um so mehr lagert es seitlich und um so eher wird es von den Hemisphären bedeckt. Man vergleiche *Dromaeus* und *Sula* mit *Selenidera* und *Micropus*.

Weitere Momente, die den Grad der Ueberlagerung bestimmen helfen, sind die Grösse und Form des Kleinhirns — je breiter dieser Abschnitt, um so weiter seitlich die Stellung der hinteren Mittelhirnpartieen *(Eudynamis-Anthropoides!)* und die Form des Hinterrandes der Hemisphären; wir nennen *Micropus apus,* wo die beiden Mittelhirnhügel deswegen verhältnismässig so wenig bedeckt sind, weil der Hemisphärenrand in auffälliger und vereinzelter Weise der Geraden sich nähert.

Endlich ist das Mass der Gehirnüberschiebung in Beziehung zu bringen zur Grösse des Zwischenhirns. Denn mit seiner allmählichen Abnahme in der systematischen Reihe rücken die beiden Hügel des Mittelhirns auf der Ventralseite immer näher zusammen, und ihre Ueberlagerung durch die Hemisphären wird immer mehr erleichtert. Ob nun diese Abnahme des Zwischenhirns eine tatsächliche Grössenabnahme ist oder ob eine allmähliche Aufnahme seiner Masse ins Vorderhirn stattfindet (eine Einwärtsverlagerung oder eine direkte histologisch-strukturelle Aufnahme), kann von uns nicht entschie-

den werden; früher haben wir festgestellt, dass eine allmähliche, direkte Aufnahme ins Mittelhirn unwahrscheinlich ist, weil in den Indexverhältnissen keine klaren Beziehungen nachweisbar sind. Auf jeden Fall gehen wir kaum fehl, wenn wir für die allmähliche Abnahme des Zwischenhirns die mächtige Ausdehnung der Hemisphären verantwortlich machen und als Ueberträger ihrer Wirkung das Hügelpaar des Mittelhirns betrachten.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass unschwer aus den Indexzahlen eines Gehirns ein ungefähres Bild seiner Lagerungsverhältnisse abgelesen werden kann. Das erspart uns die Aufstellung einer Reihe der Stellungsverhältnisse; ihre Grundzüge wie ihre Modifikationen sind in unseren Indextabellen bereits gegeben, wir können einfach auf diese verweisen. Ferner dürfen wir verzichten auf eine Messung der Stellungswinkel, insbesondere des Mittelhirns und des Kleinhirns, die im Verhalten der Form und der Wölbung grossen Schwierigkeiten begegnet und bei zahlreichen Versuchen keine für den einzelnen Fall befriedigenden Resultate ergab; auch diese Winkel lassen sich ungefähr ablesen aus den Indexverhältnissen.

In Zusammenfassung der wesentlichen Momente können wir die Entwicklung der Lagerungsverhältnisse in der Vogelreihe folgendermassen darstellen:

Hauptursache aller Verlagerungen ist die starke Grössenzunahme des Vorderhirns. Sie richtet sich vor allem nach hinten; dadurch werden die beiden Mittelhirnhügel allmählich vollkommen überlagert und schliesslich auf der Ventralseite aus der schrägen in eine horizontale Lage gebracht. Wahrscheinlich drängen sie dabei ihrerseits das Zwischenhirn mehr und mehr zusammen und bewirken so eine stufenweise Abnahme, die der Zunahme des Grosshirns ungefähr parallel geht, und seine allmähliche Aufnahme ins innere Gehirnvolumen. Die Ausdehnung der Hemisphä-

ren hat ferner zur Folge eine Steilerstellung der Längsaxe des Kleinhirns.

Möglicherweise hat sie zur sekundären Folge, durch Vermittlung der ventralen Zusammenschiebung der Mittelhirnhügel, auch eine allmähliche Abnahme des zum Teil zwischen diesen gelagerten Nachhirns.

Zur Unterstützung dieser Darstellung können besonders dienen Fig. 41 und 42, zwei der extremsten Typen in direkter Gegenüberstellung.

B. *Die Stellung des Gehirns im Schädel.*

Die Längsaxe des Gehirns bildet mit derjenigen des Schädels stets einen bestimmten Winkel. Er ist bei den primitiven Formen, von individuellen Schwankungen abgesehen, relativ klein (*Casuariiformes, Pelecaniformes* z. B.), so dass das Foramen occipitale nahezu in der Fortsetzung der Schädelaxe liegt. Wir wissen nun aber, dass die Entwicklung des Gehirns in der Vogelreihe zu einer mächtigen Ausdehnung der hinteren Hemisphärenpartieen, einer Verlagerung der Mittelhirnhügel nach der Ventralseite und einer fortschreitenden Steilerstellung der Längsaxe des Kleinhirns führt. Das muss die Form des Schädels dahin beeinflussen, dass die über dem Foramen occipitale gelegenen Teile sich allmählich in kaudaler Richtung vorwölben; das Foramen occipitale gelangt also schrittweise auf die Ventralseite, an die Basis der Schädelkapsel; die Gehirnaxe stellt sich immer steiler, ihr Winkel mit der Schädelaxe wird immer grösser. Trifft diese Behauptung zu, so muss der aufgestellten Indexreihe eine allmähliche Aufrichtung der Gehirnaxe und ein gleichzeitiges Vorrücken des Foramen occipitale nach der Basis des Schädels entsprechen, das jeweilige Verhalten muss sich direkt aus der Reihe ablesen lassen. Bei geeigneter Auswahl der Typen lässt sich denn auch eine solche Entwicklungsreihe konstruieren. Aber sie wird sehr stark gestört durch den Einfluss der Augengrösse und der Variation in Art und Familie. Diese ist ziemlich beträcht-

lich; es konnte z. B. festgestellt werden, dass bei den *Phasianidae* die Stellung des Gehirns recht verschieden sein kann. Ganz besonders aber beeinflusst die Grösse des Auges und der Augenhöhle die Stellung der Gehirnaxe; grosse Augen bewirken eine starke Aufrichtung der Hirnaxe, eine Steilstellung der Gehirnkapsel im übrigen Gefüge des Schädels, also eine Verlagerung des Foramen occipitale gegen die Schädelbasis hin. Daher finden wir bei allen Formen, die durch grosse Augen ausgezeichnet sind (vor allem *Accipitriformes*, *Columbiformes*, *Charadriiformes* und *Strigiformes*), stets eine viel steilere Stellung des Gehirns, als nach den Grössenverhältnissen zu erwarten wäre. Das Extrem in dieser Richtung stellt *Scolopax rusticola* dar, wo der rechte Winkel überschritten ist und die Hirnkapsel nach hinten übergelegt erscheint. Es fällt auf, dass bei den Riesenaugen der *Strigiformes* nicht eine noch grössere Ueberkippung der Gehirnkapsel zu finden ist, sondern die Steilstellung relativ wenig auffällig ist; das ist wohl darauf zurückzuführen, dass bei den Eulen die Augen mehr nach vorn gerichtet sind, ihre Grösse also nicht in vollem Maasse auf das Gehirn wirkt. Uebrigens spielen bei *Scolopax* vielleicht noch andere Momente mit. — Sind dagegen die Augen klein, so ist auch bei den höchststehenden Gruppen (*Psittaciformes* z. B.) der Axenwinkel nicht auffallend gross. Auch die allgemeine Gehirnform, die zum Teil mit der Augengrösse im Zusammenhang steht, zum Teil eigenen Ursachen folgt, hat einen bestimmten Einfluss auf die Stellung des Gehirns. So ist diese bei dem breiten und kurzen Gehirn der *Corvidae* steiler als bei dem verhältnismässig schmalen der *Psittaciformes*; das gilt allgemein: breite Gehirne stehen durchschnittlich steiler als relativ schmale, wohl weil die kaudale Wölbung der Hemisphären bei ihnen viel bedeutender ist.

Die Stellung des Gehirns ist für uns deshalb wichtig, weil die Verhältnisse der Beugung damit im Zusammenhang stehen, die freilich erst an Sagittalschnitten durch das Gehirn vollkommen deutlich werden. Die Beugen nehmen allmählich zu mit der Steilerstellung des Gehirns, also indirekt mit der Gross-

hirn-Ausdehnung; sie sind besonders ausgeprägt bei grossen Augen und breiten Gehirnen, dagegen relativ schwach auch bei hochstehenden Formen, wenn die Augen klein sind und das Gehirn schlank ist (*Psittaciformes*). Der Grad der Beugen ist von einigem Einfluss auf die Wölbungsverhältnisse des Vorderhirns und besonders des Nachhirns.

Die Lagerungs- und Stellungsverhältnisse des Gehirns sind wesentlich bestimmt durch die Grössenverhältnisse; wir können deshalb aus ihnen keine speziellen systematischen Schlüsse ziehen. Als Ausnahme erwähnen wir die überaus charakteristische getrennte Stellung der Lobi olfactorii der *Ratitæ*, die direkt als Kriterium der Trennung des Gehirns der Ratitæ von dem der *Carinatæ* betrachtet werden kann.

Die Formverhältnisse.

Es kommen für unsere Untersuchung nur die allgemeinen wichtigeren Unterschiede der äusseren Gehirnformen in Betracht, zahlreiche kleinere, oft minimale Differenzen des Reliefs, die für die anatomische Untersuchung unter Umständen von grosser Bedeutung sind, müssen wir übergehen.

Zunächst lassen sich starke Unterschiede in der allgemeinen Form des Gehirns feststellen; es gibt einerseits breite, andererseits verhältnismässig lange Gehirne, welche beiden Extreme durch eine Reihe von Uebergangsformen verbunden sind. Typen breiter Gehirne sind *Pernis*, *Micropus*, *Syrnium*, *Corvus*; verhältnismässig lang und schmal ist dagegen das Gehirn bei *Phœnicopterus* und *Lorius*. Die Figuren zeigen, dass diese Charaktere wesentlich durch das Vorderhirn bestimmt werden; die übrigen Gehirnabschnitte folgen ihm meistens (*Micropus*, *Syrnium*), aber nicht immer alle. (Kleinhirn von *Micropus!*) Es ist auffällig, dass zu breiten Gehirnen sehr oft grosse Augen gehören (*Pernis*, *Micropus*, *Syrnium* und *Strigiformes* überhaupt), während *Phœnicopterus* und *Lorius* mit ihren schmalen Gehirnen sehr kleine Augen besitzen.

Allerdings haben andere Formen mit sehr grossen Augen (*Alca, Columba, Charadrius*) nicht auffallend breite Gehirne; ferner finden sich bei den breiten Gehirnen von *Sula, Pelecanus, Turdus, Corvus* recht niedrige Augenindizes. Das heisst, vorsichtig ausgedrückt : ein Einfluss der Augengrösse auf die Gehirnform ist bei einigen Gruppen nicht unwahrscheinlich, dagegen bei anderen nicht zu konstatieren. Es gibt übrigens Gruppen mit sehr konstanten Hirnformen (*Accipitriformes, Columbiformes, Strigiformes*), während sie bei anderen weniger streng festgehalten wird, sondern von Familie zu Familie, seltener sogar von Art zu Art wechselt (Beispiel : *Loriidæ* und *Psittacidæ* haben schlanke, *Cacatuidæ* eher breite Gehirne).

Vielleicht lässt sich auch in Gestaltung und Ansatzweise der Schnabelregion da und dort ein erklärendes Moment finden, möglicherweise selbst in der Ausbildung der Gehörregion oder im internen Schädelbau ; Hauptfaktor sind aber wohl die Gesetze der Formbildung des Gehirns während seiner Entwicklung, über die sich hier nichts aussagen lässt, die aber bei den verchiedenen Gruppen zu recht verschiedenen Resultaten führen.

In den allgemeinen Umrisslinien des Gehirns ergeben sich beträchtliche Unterschiede durch die Grössen- und Lagerungsverhältnisse ; da diese bekannt sind, brauchen wir nur hinzuweisen auf die bestimmende Rolle, die die Grosshirn-Ausdehnung und die allmähliche Verlagerung der Mittelhirnhügel spielen. Durch die stufenweise, den Indexverhältnissen folgende Ausschaltung des Mittelhirns wird eine starke Vereinfachung der Umrisslinien bewirkt (Ventral- und Dorsalansicht). Die Erklärung des einzelnen Falles erfolgt leicht mit Hilfe der Indextabellen.

Die Formunterschiede bei einer Art sind im allgemeinen sehr gering. Wir gehen daher sogleich zur systematischen Vergleichung der einzelnen Gehirnabschnitte über.

1. Das Vorderhirn. Wir wissen bereits, dass die allgemeine Form des Vorderhirns stark variiert ; sie schwankt zwischen verhältnismässiger Schlankheit (*Phœnicopterus, Lo-*

rius) und grosser Breite *(Micropus, Syrnium, Corvus)*. Dabei bestehen keine Beziehungen zur systematischen Stellung; diese Grundform kann von Familie zu Familie, von Art zu Art, viel seltener dagegen innerhalb der einzelnen Art, nicht unbeträchtliche Schwankungen zeigen.

Die Umrisslinie ist für die einzelne Art meist konstant und charakteristisch; oft zeigt sie in einer Familie oder in einer Ordnung ganz ausgeprägte Eigentümlichkeiten. Der gerundete Hinterrand der beiden Hemisphären ist in der systematischen Reihe ohne andere Unterschiede als die, die durch Grösse und Breite des angrenzenden und mehr und mehr umschlossenen Kleinhirns bedingt sind: je grösser und breiter und je mehr umschlossen das Kleinhirn, um so steiler verläuft die Umbiegung nach der Medianspalte zu. (*Dromæus* und *Porphyrio* auf der einen, *Sula* und *Corvus* auf der andern Seite). Einen Ausnahmefall stellt *Micropus* dar, dessen Hemisphärenhinterrand auffallend gerade ist und sehr wenig steil zur Medianlinie hinzieht. In der vorderen Partie der Hemisphären ist dagegen die Umrisslinie von recht verschiedener Form. Zunächst kann sie, in verschieden starker Rundung, direkt auf die Basis der Lobi olfactorii zulaufen (*Dromæus, Gennæus, Ibis, Columba, Larus, Podiceps, Tadorna*). In anderen Fällen ist ein kürzerer oder längerer gerader Vorderrand vorhanden, der ziemlich plötzlich umbiegt und entweder leicht gerundet *(Calopezus, Alca, Porphyrio, Alcedo, Phœnicopterus, Fringilla)* oder mit anschliessender Einbuchtung (*Eudynamis, Ardea, Ciconia, Pernis, Selenidera, Micropus, Charadrius*) nach dem Hinterrand zu verläuft. In einer weiteren Ausbildungsform wölbt sich dieser gerade Vorderrand; er schiebt sich neben der Basis der Lobi olfactorii gegen vorn, oft so weit, dass er die Lobi selbst beträchtlich überragt *(Anthropoides, Sula, Pelecanus, Anthracoceros, Upupa, Syrnium, Turdus, Corvus, Picus)*. Der seitliche Verlauf kann dabei einfach gewölbt sein oder die vorhin beschriebene Einbuchtung besitzen. Ein ganz vereinzeltes Verhalten zeigen schliesslich die *Psittaciformes;* während sonst überall

die Hemisphären in der Medianlinie bis an die Basis der Lobi olfactorii eng aneinander liegen, klaffen sie bei ihnen in der vordersten Partie auf eine kürzere oder längere Strecke auseinander, so dass jeder Lobus olfactorius isoliert auf einem rostralen Hemisphärenende steht. Ihr Hemisphärenrand ist im übrigen einfach, wenig gerundet; bei einigen Arten hat er eine leichte Einbuchtung, ungefähr in der Mitte der seitlichen Partie, die aber nicht der eben erwähnten, mehr nach vorn gelegenen Einbuchtung von *Ardea*, *Pernis*, *Selenidera* und andern entspricht, sondern eine Andeutung der Absonderung des Schläfenlappens darstellt, die auf der Ventralseite deutlicher ausgeprägt erscheint. Sie findet sich auch bei *Pelecanus*, *Ciconia*, *Ibis*, *Phœnicopterus*, *Tadorna*, *Picus*. — Das Verhalten der seitlichen Umrisslinie, das von den Furchungsverhältnissen abhängig ist, wird erst nach den folgenden Ausführungen klar verständlich (vgl. die seitliche Ansichtsfolge).

Während in vielen Fällen eine Art, eine Familie oder sogar eine Ordnung durch die Form der Umrisslinie gegenüber nahe verwandten charakterisiert sein kann, ist sie in anderen Gruppen, z. B. bei den *Passeriformes*, ziemlich variabel. Bei den *Fringillidae* kommen eingebuchtete Linien neben einfach gerundeten oder neben geradem Vorderrande, ja bei *Chloris chloris* innerhalb einer Art die beiden letzterwähnten Formen vor. Bei vorsichtiger Benutzung könnten diese Merkmale immerhin in einigen Fällen systematisch bedeutsame Hinweise geben.

Sehr konstant und charakteristisch sind dagegen die Verhältnisse der Furchung. Entgegen den verbreiteten Angaben über Furchenlosigkeit des Vogelhirns oder Beschränkung des Auftretens einer Furche auf einige hochstehende Formen, ist in fast allen Gruppen der Vogelklasse eine dorsale Grosshirnfurche vorhanden. Ihr Verlauf ist allerdings im einzelnen ein so verschiedener, dass man von mehreren Furchungstypen sprechen muss. Auch die Ventralseite des Gehirns kann eine oder zwei Furchen aufweisen; die eine ist die Fortsetzung einer Form der Dorsalfurche, die andere ist ihr eigen-

tümlich. Alle diese Furchen finden sich im Schädel getreu nachgebildet.

Die Dorsalfurche kann nach ihrem Verlauf in drei Typen zerlegt werden. Beim ersten Typus (der bereits bei den *Tinamidæ* auftritt) beginnt sie im mittleren oder hinteren Drittel der Hemisphären und verläuft in leichter Biegung gegen die Basis der Lobi olfactorii, als Aussenrand des durch sie gebildeten « medialen Randwulstes » (BUMM). Sie kann dabei direkt an der Basis der Lobi olfactorii auslaufen oder aber seitlich von ihr endigen, oft in beträchtlicher Entfernung von den Lobi; wir nennen die Furche vorläufig Nr. I und unterscheiden die beiden Endigungsmodifikationen als I a und I b, die mehrfach auftretenden direkten Uebergangsglieder als I a b.

Der zweite Typus der Dorsalfurche wird durch diejenigen Formen dargestellt, bei denen sie meistens näher am hinteren Hemisphärenrande beginnt, ihn öfters fast erreicht, dagegen nicht bis zu den Lobi olfactorii gelangt, sondern eine kürzere oder längere Strecke hinter ihnen umbiegt und in der Medianspalte zusammenläuft, vor dem Zusammenschluss meist noch etwas nach hinten zurückbiegend. Der mediale Randwulst erreicht also hier den Vorderrand der Hemisphären nicht. Wir nennen diesen Typus Furche Nr. II.

Ein dritter Typus weicht von den beiden gekennzeichneten dadurch ab, dass der Furchenverlauf quer und nicht längs gerichtet ist. Die Furche beginnt im mittleren Drittel der Hemisphären in verschiedener, aber nie grosser Entfernung von ihrem Medianrande, wendet sich in verschieden weitem Bogen nach den beiden Externrändern, verläuft über sie hinweg auf die Ventralseite hinüber und endet nahe der Basis der Lobi olfactorii. Wir bezeichnen sie als Furche III.

Die Furche I ist wohl, infolge ihres Auftretens bei den primitivsten Formen, als ursprünglich zu betrachten; die Furche II lässt sich morphologisch von ihr ableiten, speziell von Ia, wenn man eine starke Ausdehnung des Hemisphären-Vorderrandes, zwischen Furche und Lobi olfactorii, annimmt. Die Furche III könnte abgeleitet werden von Furche I b durch

deren Verschiebung gegen den seitlichen Rand hin und ein Uebergreifen auf die Ventralseite bis zur Basis der Lobi olfactorii, also durch starke Ausdehnung der von der Furche Ib und der Medianspalte begrenzten vordersten Hemisphärenpartie. Als Uebergangsform von Furche I zu Furche II dürfte vielleicht *Columba*, von Furche I zu Furche III *Turdus* angesprochen werden; klare Uebergangsreihen lassen sich aber nicht aufstellen. Diese Ableitung und Ueberführung der Furchen ist nur als morphologische, nicht aber als systematische oder phylogenetische aufzufasssen.

Eine zuverlässige und definitive Benennung der Furchen kann nur vom Anatomen und Histologen gegeben werden. HALLER spricht von einem Sulcus coronarius bei Papageien und Spechten; BUMM unterscheidet nach dem Verhalten des « medialen Randwulstes » und der ihn abgrenzenden Furche zwei Typen der dorsalen Gehirnfläche, einerseits Schwimm-, Sumpf-, und Klettervögel, andrerseits Tauben-, Raub- und Hühnervögel mit einigen Singvögeln, eine Benennung der Wülste und Furchen oder der zwei Typen unterlässt er jedoch. Er bemerkt auch, dass sie sich in der Gestaltung der medialen Grosshirnoberfläche — die wir nicht untersuchen — wiederholen, und dass sie dort eigentlich noch deutlicher seien, weil letztere gleichsam einen Durchschnitt der dorsalen Grosshirnfläche darstelle. Weitere Untersuchungen oder Benennungen der Furchen sind nicht ausgeführt worden; wir bleiben daher bei unserer Nummernbezeichnung.

Ausser der auf die Ventralseite übergreifenden Furche III kommt daselbst in vielen Fällen eine Furche vor, die ausgeht vom Vorderrande des Zwischenhirns, meist von seinen beiden Knickungsstellen, und die mit im einzelnen recht verschiedenem Verlauf nach dem seitlichen Hemisphärenrande hinzieht. Oft ist sie nur schwach angedeutet (*Ardea, Alcedo*), manchmal aber greift sie auf die dorsale Grosshirnfläche hinauf (*Ciconia, Ibis*), ja bei *Pelecanus* kommt es sogar zur Vereinigung mit der Dorsalfurche II. Es ist die Furche, die MECKEL als Homologon der Fossa Sylvii der Säugetiere ansprach.

Bumm bestreitet die Berechtigung dieser Auffassung; es sei diese Bildung nichts anderes als « die Einbuchtung oder Furche, welche den hinteren Basalhöcker von der übrigen Grosshirnbasis abgrenzt, der Lage nach die Vertiefung, welche als ventromediale Fortsetzung der Fossa Sylvii beim Menschen die Basis der Schläfenlappenspitze umgibt, also nach Schwalbe die Vallecula Sylvii. » Wenn demnach auch die Bezeichnung Fossa Sylvii ungenau ist, so haben wir es doch mit einer ersten Andeutung eines Schläfenlappens und einer ihn ventral begrenzenden Furche zu tun. Wir benutzen im folgenden für sie die Bezeichnung *Vallecula Sylvii*.

Die drei beschriebenen Furchen der Dorsalseite und die Vallecula Sylvii verteilen sich auf die einzelnen Familien folgendermassen (Anordnung der Familien nach unserer Index-Tabelle).

Furche I.			Furche II.
Ia	Iab	Ib	
Tinamidae	*(Cuculidae)*	*(Cuculidae)*	*Gruidae*
(Phasianidae)	*(Rhamphastidae)*	*Alcidae*	*Pelecanidae*
Odontophoridae	*(Fringillidae)*	*Ardeidae*	*Ibididae*
Rallidae	*Ploceidae*	*(Falconidae)*	*Phoenicopteridae*
Ciconiidae		*(Rhamphastidae)*	*Anatidae*
(Falconidae)		*(Alcedinidae)*	*Cacatuidae*
Columbidae		*(Cypselidae)*	*Loriidae*
Treronidae		*(Turdidae)*	*Psittacidae*
Peristeriaae		*Tanagridae*	*Picidae*
Laridae			
(Podicipedidae)			

Furche III.	Keine Dorsalfurche	Vallecula Sylvii
Sulidae	*Dromaeidae*	*Gruidae*
Bucerotidae	*Struthionidae*	*Pelecanidae*
Bubonidae	*(Phasianidae)*	*Ardeidae*
Strigidae	*(Alcedinidae)*	*Ciconiidae*
(? Corvidae)	*Upupidae*	*Ibididae*
	Charadriidae	*Alcedinidae*
	(Podicipedidae)	*Bucerotidae*
	Tyrannidae	*Upupidae*

Keine Dorsalfurche	Vallecula Sylvii
Ampelidae	*Phoenicopteridae*
(Turdidae)	*Anatidae*
Laniidae	*Bubonidae*
(Corvidae)	*Strigidae*
Hirundinidae	*Cacatuidae*
Motacillidae	*Loriidae*
(Fringillidae)	*Psittacidae*
Cinclidae	*Picidae*
Sturnidae	

Aus diesen Zusammenstellungen können nachstehende Folgerungen gezogen werden:

1. Eingeklammert sind die Familien, die in mehr als einer Kategorie der Dorsalseite vertreten sind. Aus den Zusammenstellungen geht hervor, dass Furchenlosigkeit in einer Familie und sogar bei einer Art zusammen auftreten kann mit Furche Ia, Furche Iab und Furche Ib, vielleicht auch mit Furche III. (Es ist allerdings zweifelhaft, ob die Furche der *Corvidae* genau der Furche III entspricht; daher auch das Fragezeichen). Ferner können Furche Ia und Ib *(Falconidae)*, sowie Furche Iab und Ib zugleich in einer Familie sich finden. Dagegen sind Furche II und wohl auch Furche III in den angeführten Familien immer, und nie mit anderen Dorsal-Furchen verbunden, vorhanden. Die Vallecula Sylvii endlich tritt fast immer auf, wenn Furche II oder Furche III sich vorfinden, sehr selten jedoch in den Familien die Furche I besitzen, und es ist wichtig, dass in der Verwandtschaft dieser Familien *(Ardeidae, Ciconiidae, Alcedinidae, Upupidae)* sich solche finden *(Ibididae; Bucerotidae)*, in denen Furche II oder III auftritt.

2. Auftreten und Art der Furchung sind mit unserer Indexfolge in keinen Zusammenhang zu bringen. Wir finden furchenlose Gehirne bei den *Ratitae*, aber auch bei sehr vielen Familien der *Passeriformes*, Furche I bei den *Tinamidae* und bei den *Tanagridae* (allerdings vielleicht Ia mehr unter der Mitte, Ib mehr über der Mitte der Reihe). Furche II kommt bei den *Gruidae* wie bei den *Picidae*, Furche III bei den *Sulidae*, aber auch den *Bubonidae* vor.

3. Ob nun die drei Dorsalfurchen, weniger wohl die Vallecula Sylvii, irgendwie als Ausdruck systematischer Beziehungen aufgefasst werden können, besonders die überaus charakteristische Furche II oder die Furche III, darüber muss der Systematiker entscheiden. In der vorstehenden Anordnung bilden die Familien drei durch ihre Furchen charakterisierte, ungleich lange Parallelreihen (Furche I als e i n e Reihe gefasst), die alle von niedrigen Indexstufen zu sehr hohen hinauf führen. Auf einige systematische bedeutsame Punkte kommen wir später noch zu sprechen.

Ausser den vier unterschiedenen Furchen kommen in einzelnen Fällen noch Andeutungen anderer Furchen vor, z. B. bei *Phœnicopterus* und *Picus* eine Art Fortsetzung des Längsverlaufs der Furche II bis an die Basis der Lobi olfactorii. Auf der Ventralseite ist bei *Anthracoceros* beidseits längs der Medianlinie eine leichte Furche vorhanden; wir betrachten auch die leichten Furchen, die bei *Pernis* und *Micropus*, ähnlich wie die Vallecula Sylvii, am Zwischenhirnrand ansetzen, bei *Turdus* und *Corvus* eher am Rande der Mittelhirnhügel, und nach dem Vorderrand der Hemisphären zu verlaufen, nicht als Homologa der Vallecula Sylvii, sondern als eigene, wahrscheinlich identische Bildungen. Als einzig dastehenden Fall erwähnen wir *Pelecanus*, wo ausser der Dorsalfurche II und der Vallecula Sylvii am hinteren Hemisphärenrand eine sehr deutliche Furche auftritt, die ihn auf der Dorsalseite in seiner ganzen Länge in ungefähr gleichem Abstand begleitet und erst an der Medianspalte endet. Schliesslich hat *Scolopax* eine ganz eigentümliche, sonst nirgends vorhandene Dorsalfurche, die schräg vom Seitenrande nach vorn gegen die Medianspalte geht und ungefähr in gleichem Abstand von der Basis der Lobi olfactorii endet wie Furche II; zugleich ist die vor ihr liegende Hemisphärenpartie sehr hoch und steil gewölbt, während die hinter ihr liegende, durch die eine der Furche II nicht unähnliche leichte Furche läuft, ziemlich flach ist. Wir betrachten die beiden Furchen vorläufig als Bildungen sui generis und bringen ihr Auftreten in Zusammenhang mit der ganz eigen-

artigen inversen Stellung des Gehirns im Schnepfenschädel. — Auch alle diese kleineren und vereinzelt auftretenden Furchen sind in der Hirnkapsel nachgebildet.

Aus dem Verhalten der Furchung werden nunmehr die Modifikationen verständlich, die der allgemeine Umriss des Vorderhirns in den seitlichen Ansichten erfährt. Seine Grundform kann als Oval angegeben werden, dessen spitze Seite gegen vorn gerichtet ist; bei schlanken Gehirnen ist dieses Oval im allgemeinen gestreckt, oft ziemlich spitz (*Phœnicopterus*, *Lorius*), bei breiten wird es manchmal fast zur Ellipse (*Alca*, *Syrnium*). Furche I modifiziert die Dorsalseite nicht; dagegen rufen Furche II und Furche III fast immer an ihr eine oder zwei (*Pelecanus*, *Ibis*) Einbuchtungen hervor. Der kaudale Hemisphärenrand steht in Beziehung zur Stellung der Mittelhirnhügel und zur Ausbildung des Schläfenlappens; je mächtiger dieser ist, um so geringer ist in der Seitenansicht der Einfluss der Mittelhirnstellung, um so selbständiger der freie, gewölbte Hemisphärenrand. Die Ausbildung des Schläfenlappens wölbt auch den ventralen Hemisphärenrand in seiner hinteren Partie mehr und mehr (*Dromæus*, *Ibis*, *Corvus*); in der vorderen Partie ist er ursprünglich gerade, zeigt aber später, unmittelbar vor dem Zwischenhirn, meistens eine kleine ventral gerichtete Vorwölbung, die bei *Anthracoceros* durch eine Furche beidseits der Medianlinie abgesondert ist.

Jede der drei Dorsalfurchen trennt zwei mehr oder weniger ausgeprägte Aufwölbungen der dorsalen, bei Furche III auch der ventralen Grosshirnoberfläche; die Vallecula Sylvii begrenzt rostral den hinteren Basalhöcker oder den ventralen Teil des Schläfenlappens.

Die übrigen Verhältnisse der Wölbung des Vorderhirns sind durch die Besprechung der Umrisslinien klar gestellt; alle die erwähnten Vorwölbungen und Einbuchtungen sind natürlich als flächenhafte Gebilde zu denken, wenn wir auch der Einfachheit und Klarheit wegen von « Linien » sprachen. Auf die Erwähnung kleiner Einzelheiten muss verzichtet werden; es würde dies zu weit führen und zudem könnte der etwas ver-

schiedene Erhaltungszustand der Gehirne in dieser Sache leicht zu Täuschungen Anlass geben. Hervorgehoben aber muss werden, dass die ventrale Grosshirnfläche, auch abgesehen vom « hintern Basalhöcker », nur selten eine ebene Fläche bildet, sondern meistens gegen die Medianlinie und zugleich gegen die Basis der Lobi olfactorii zu flach kegelförmig ansteigt, und zwar durchschnittlich um so mehr, je ausgeprägter der Schläfenlappen entwickelt ist, so dass sich die (wenn deutlich vorhanden, in die seitlichen Ansichten eingezeichnete) Grenzlinie zwischen dorsaler und ventraler Gehirnfläche meistens als Fortsetzung der Schläfenlappenlinie darstellt.

Die Form der Lobi olfactorii zeigt in der Vogelreihe keine grossen Unterschiede ; die mehr oder weniger kegelförmige oder halbkegelförmige Gestalt der beiden Lobi bleibt durchgehend gewahrt, unterliegt aber einigen Modifikationen. Sind die Lobi in ihren vorderen Partien in grösserem oder geringerem Grade getrennt, so ist ihre Basis meistens breit (*Calopezus*, *Porphyrio, Phœnicopterus*, *Tadorna*). Liegen dagegen die beiden Lobi bis zur Spitze eng aneinander, so ist die Basis oft in der Längsaxe des Gehirns gestreckt (*Anthropoides, Sula, Ibis, Pernis, Syrnium, Picus*). Im ersten Fall ist die Form der getrennten Lobi schlank, oft zugespitzt; im Extrem, bei den vollständig getrennten Lobi der *Ratitae*, finden wir zwei sehr schlanke, etwas abgestumpfte Kegel. Im zweiten Fall ist die Form in der Regel die eines einheitlichen, breiten, meist ziemlich stumpfen Kegels. Bei den *Psittaciformes*, wo ja die Lobi olfactorii weit von einander entfernt auf den klaffenden Hemisphärenenden stehen, sind sie sehr klein, schlank und divergieren gegen aussen. Auch die *Passeriformes* besitzen meistens kleine Lobi. Als weitere besondere Fälle können wir *Ardea, Selenidera* und auch *Lorius* erwähnen, bei denen die Abgrenzung der Lobi olfactorii gegenüber den Hemisphären nicht durch eine deutliche Linie gegeben ist, wie sonst überall, sondern eher ein allmählicher Uebergang stattfindet, besonders bei *Ardea ;* dabei hat *Ardea* einen einheitlichen stumpfen und ziemlich breiten Kegel, *Selenidera*

dagegen zwei schlanke und sehr spitze Zipfel. Irgend eine Uebereinstimmung der Form der Lobi olfactorii mit der systematischen oder mit der Indexreihe ist nicht zu konstatieren.

2. Das Zwischenhirn. Die in der systematischen Stufenreihe stattfindende Grössenabnahme des Zwischenhirns wird vor allem bewirkt durch eine Abnahme seiner Breite (s. Figurenreihe); das Zwischenhirn wird also gegen die höchststehenden Formen zu im allgemeinen immer schmäler, während die relative Länge sich nicht stark ändert. Abweichungen von dieser Regel sind aber sehr häufig; sie können sich z. B. dadurch ergeben, dass das Zwischenhirn der allgemeinen Hirnform folgt, insbesondere breit und kurz ist bei breiten Gehirnen; Beispiele sind *Pernis*, *Micropus, Syrnium*. Aber auch bei schlanken Gehirnen wie *Phoenicopterus* und *Lorius* können verhältnismässig breite Zwischenhirne auftreten. Es ist also nicht gut möglich, auf jeden einzelnen Fall anwendbare allgemeine Regeln aufzustellen.

Die Umrisslinie des Zwischenhirns, die freilich nicht immer sehr deutlich ausgeprägt ist, kann, von der Ventralseite aus betrachtet, angegeben werden als ein regelmässiges Siebeneck, dessen breitere oder schmälere Basis die Grenze gegen das Nachhirn bildet; von ihr aus steigen die zwei Seitenlinien schräg auswärts auf bis zur Stelle grösster Breite, worauf sie im Vorderrand, in zwei Stufen, der vorn in der Mitte befindlichen Spitze zulaufen. Als Beispiele können *Pelecanus, Pernis* oder *Syrnium* betrachtet werden. Dieser Umriss kann sich auf mannigfache Weise modifizieren; bei *Eudynamis* und *Charadrius* flacht sich der Winkel des Vorderrandes zur Geraden aus; bei *Dromaeus, Phoenicopterus*, *Tadorna, Picus* sind die beiden seitlichen Winkel der vorderen Hälfte in eine gerundet zur Spitze laufende Linie umgewandelt. Sehr häufig sind die beiden der Basis schräg ansitzenden Schenkel mehr oder weniger nach einwärts gewölbt (Einwirkung der Form der Mittelhirnhügel); wir weisen hin auf *Gennæus, Sula, Pelecanus*, *Anthracoceros, Corvus*. Auch die Basis selbst kann in bestimm-

tem Grade nach einwärts gewölbt erscheinen (*Dromaeus, Anthropoides, Anthracoceros, Picus*).

Für die seitliche Umrisslinie und die Oberflächenform des Zwischenhirns ergibt sich aus den seitlichen Ansichten die Regel, dass sie mitbestimmt wird durch die Art des Abgangs der Optici, die daher als einzige Gehirnnerven hier berücksichtigt werden mussten. Die Optici können deutlich abgesetzt sein (*Dromaeus, Anthropoides, Ardea, Columba, Lorius*), oder aber der Uebergang ist durch keine scharfe Grenzlinie unterbrochen (*Alca, Ciconia, Micropus, Tadorna*); danach wechseln Form und Grenze des Zwischenhirns in dieser Partie. Auch der von der Augengrösse abhängige Umstand, ob die Optici ihren Abgang gegen vorn oder mehr gegen unten richten (ersteres bei kleinen, letzteres bei grossen Augen; Uebergänge und Ausnahmen sind wie immer vorhanden), bestimmt Form und Begrenzung des Zwischenhirns, speziell in seiner vorderen Partie. Als Beispiele nennen wir *Calopezus, Sula, Ardea, Columba, Selenidera, Micropus, Phoenicopterus, Turdus, Lorius*.

Die Form der Hypophyse ist im allgemeinen die eines mehr oder weniger langen Sackes, der mit seinem offenen Rande breit der Zwischenhirn-Oberfläche ansitzt; durch die Verschiebung des Ansatzes auf die dorsale Fläche (*Ciconia, Phoenicopterus*) wird die Form mehr zu der einer länglichen Blase.

Ueber Formunterschiede der Epiphyse können aus den mehrfach hervorgehobenen Gründen keine näheren Angaben gemacht werden.

3. Das Mittelhirn. Die beiden Hügel des Mittelhirns sind in ihren Formen sehr beständig. Wenn auch ziemlich starke Differenzen in der Länge und der Breite vorkommen (man vergleiche etwa *Dromaeus* mit *Pernis, Anthracoceros* mit *Micropus*), so ist doch die Grundform überall dieselbe: zwei längliche, nach hinten resp. oben in verschiedenem Grade sich verschmälernde, mehr oder weniger gewölbte Hügel von ungefähr ovalem Umriss. Erwähnenswerte Unterschiede finden sich an der Grenzlinie gegen das Zwischenhirn, die fast gerade (*Calopezus, Porphyrio, Larus, Charadrius, Tadorna*), aber

auch mehr oder weniger vorgewölbt sein kann (*Dromaeus*, *Sula*, *Ibis*, *Anthracoceros*, *Corvus*), ferner am hinteren Ende zwischen Hemisphären und Kleinhirn, das entweder spitz ausläuft (*Larus*, *Tadorna*, *Syrnium*, *Picus*) oder mehr oder weniger abgerundet ist (*Ciconia*, *Ibis*, *Pernis*, *Lorius*), was allerdings an unseren Figuren unsichtbar bleibt. Auch in den Wölbungsverhältnissen können Abweichungen von den normalen, einfach gerundeten Linien auftreten (*Eudynamis*, *Selenidera*, *Alcedo*), besonders in den Partien, die dem Kleinhirn benachbart sind. Der Grad der Wölbung ist innerhalb der Familie und der Ordnung, aber auch bei der einzelnen Art recht variabel.

4. Das Kleinhirn. Die Gestalt des Kleinhirns ist wie die aller Gehirnabschnitte keinen starken, immerhin viel erheblicheren Modifikationen als die des Mittelhirns unterworfen. Wir können zunächst breite (*Alca*, *Ibis*, *Charadrius*, *Podiceps*, *Phoenicopterus*, *Tadorna*, *Syrnium*) und schmale Hinterhirne unterscheiden (*Anthropoides*, *Anthracoceros*, *Micropus*, *Fringilla*); dazwischen finden sich zahlreiche Uebergangsformen. Die Umrisslinie des Vermis kann als Rechteck aufgefasst werden; jedoch besitzt sie meistens vorn eine Spitze und hinten eine Rundung, ferner sind die Seitenlinien nur selten ungefähr parallel (*Anthracoceros*, *Micropus*), meist aber nach vorn (*Sula*, *Corvus*, *Lorius*), noch häufiger nach hinten konvergierend (*Dromaeus*, *Alca*, *Ardea*, *Ciconia*, *Ibis*, *Columba*, *Larus*, *Charadrius*, *Tadorna*, *Syrnium*). Sehr oft sind die Seitenlinien auch nach innen eingebogen (*Calopezus*, *Anthropoides*, *Pelecanus*, *Porphyrio*, *Pernis*, *Turdus*). Die Form des Vorderrandes ist abhängig von der Grösse des Kleinhirns und vom Grad der Hemisphären-Ueberschiebung; bei grossem Kleinhirn (*Sula*), aber auch bei starker Hemisphären-Ueberschiebung ist sie in eine Spitze ausgezogen, die je nach der Breite des Kleinhirns mehr oder weniger ausgesprochen ist. Bei dem minimalen Grosshirn von *Dromaeus* ist dagegen der Vorderrand des Kleinhirns fast gerade.

Der Habitus des Kleinhirns wird natürlich auch durch die Zahl und die Breite seiner Wülste (Gyri) bestimmt. Die

Zahl der Gyri wurde früher besprochen; ihre Breite ist an jedem Gehirn eine wechselnde, mit oft sehr starken Differenzen, ohne aber bestimmte Gesetzmässigkeiten dieser Unterschiede zu zeigen. Ebenso ist die Länge der sie trennenden Falten ungleich, bleibt oft auf eine kurze Strecke der Rückenfläche des Vermis beschränkt, während in andern Fällen die Falten über seine Flanken hinunter ziehen bis an den Fuss der Flocculi, ja die hinteren öfters bis in die Flocculi hinein. Auch hierüber lassen sich keine bestimmten Regeln angeben. Bei einigen Formen (*Sula*, *Pelecanus u. a.*) finden sich starke Asymmetrien im Verlauf dieser Falten, schräger Verlauf über den Vermisrücken zwischen parallelen Furchen, ungleiche Länge der Falten auf den beiden Flanken des Vermis. Dementsprechend sind die Wülste ungleich breit, die beiden Seitenansichten verschieden; dabei ist die übrige Erhaltung der Gehirne eine so gute, dass Einflüsse der Konservierung ausgeschlossen erscheinen. — Die Oberfläche der Wülste kann deutlich gewölbt sein (Seitenansichten von *Ardea*, *Selenidera*, *Lorius*); meistens aber ist sie fast eben und fällt in die allgemeine Umrisslinie der Vermis (*Sula*, *Pernis*, *Syrnium*).

Die Form der F l o c c u l i folgt im allgemeinen ihrer Grösse. Bei *Calopezus*, *Columba*, *Micropus* sind sie nur die mehr oder weniger seitlich vorragenden ventralen Partien der Vermisflanken; dann werden sie zu deutlichen Zipfeln (*Dromaeus*, *Ardea*, *Anthracoceros*, *Corvus*), die sich bei stärkerer Vergrösserung mehr und mehr gegen hinten krümmen (*Anthropoides*, *Porphyrio*, *Selenidera*, *Phoenicopterus*, *Lorius*), bei *Ciconia* darauf noch einmal etwas gegen vorn. Die Zipfel können ziemlich massiv sein (*Gennæus*, *Pelecanus*, *Anthracoceros*); es kommen aber auch alle Uebergänge zu schlanken, gerundeten (*Dromaeus*, *Sula*, *Corvus*) oder zu flachen Zipfeln vor (*Pernis*). *Selenidera* hat einen basal ziemlich breiten Zipfel mit schlankem, zugespitztem und deutlich abgesetztem Endabschnitt.

5. D a s N a c h h i r n. Das Nachhirn zeigt in der Vogelreihe grosse Formbeständigkeit. Fast der wesentlichste Unterschied ist der der Breite; sie geht in vielen Fällen parallel mit der



allgemeinen Breite des Gehirns (*Pelecanus, Pernis, Syrnium, Corvus*), kann aber auch bei schlanken Gehirnen beträchtlich sein (*Phoenicopterus, Tadorna*); allgemeine Regeln lassen sich für sie nicht angeben.

Die Umrisslinie wird in der vorderen Partie gebildet durch die Basislinie des Zwischenhirn-Umrisses und die Grenzen der benachbarten Mittelhirn-Hügel. Diese verlaufen meistens ungefähr geradlinig, je nach der Stellung der Hügel stumpfer (*Alca, Selenidera, Micropus, Phoenicopterus*) oder spitzer zur Hirnlängsaxe gerichtet (*Dromaeus, Porphyrio, Columba, Charadrius, Lorius*). In der hinteren Partie ist die Umrisslinie frei; sie ist in den einen Fällen leicht nach innen gewölbt (*Ardea, Selenidera, Phoenicopterus, Picus*), in anderen Fällen gegen aussen gewölbt und geht dann viel plötzlicher in die Rückenmarksflanken über (*Dromaeus, Calopezus, Gennaeus, Porphyrio, Larus, Syrnium*). Danach ist die Nachhirnform entweder ziemlich schlank (Ventralansicht) oder breiter und plumper; die Extreme sind durch zahlreiche Uebergänge verbunden. Die Wölbung ist recht verschieden stark (Lateralansicht); sie steht wahrscheinlich in Beziehung zu den Verhältnissen der Beugung, die ihrerseits von der Stellung des Gehirns, der Grösse der Augen, der allgemeinen Gehirnform, aber wahrscheinlich auch von der Höhe, Länge und Breite des Nachhirns abhängig sind.

Die beschriebenen Gehirnformen zeigen bei der einzelnen Art dasselbe Verhalten wie die Indizes: während sie bei den einen Formen überaus konstant sind oder nur minimale Differenzen aufweisen, können sie bei andern beträchtlich variieren, allerdings nicht über bestimmte Grenzen hinaus (z. B. die Furchungsverhältnisse oder die Wulstzahlen des Kleinhirns). Die relative Konstanz ist der häufigere Fall; stärkere Abweichungen sind eher Ausnahmen, fallen auf; allgemeine Regeln über ihr Auftreten lassen sich nicht angeben. Aehnlich verhält es sich in Familie und Ordnung.

In allen Gehirnabschnitten treten Asymmetrien auf, beson-

ders sind rechte und linke Hemisphäre und rechter und linker Mittelhirnhügel in Form (und Grösse) oft etwas verschieden. Wenn auch Präparation oder Konservierung mitunter an ihrem Zustandekommen beteiligt sein mögen, so sind sie doch in andern Fällen zweifellos ursprünglich. Ihr Auftreten ist gänzlich individuell, ohne irgendwelche Gesetzmässigkeiten.

Variation der einzelnen Art und Asymmetrien sind besonders stark bei den domestizierten Formen; es ist dies ja ohne weiteres zu erwarten. Als ausgezeichnetes Beispiel kann das von Neumann beschriebene und abgebildete Gehirn der Haubenhühner gelten, bei dem die Hemisphären durch die Verlagerung ihrer Hauptmasse an die rostrale Partie eine Form erhalten, die vollständig von der normalen abweicht; zugleich sind an ihnen und den übrigen Gehirnabschnitten beträchtliche Asymmetrien zu konstatieren.

6. Spezielle systematische Resultate.

Es gibt einige Gruppen der Vogelreihe, die durch Besonderheiten der Form des Gehirns klar charakterisiert und von allen anderen deutlich unterscheidbar sind; wir führen folgende an:

Ratitae: Getrennt inserierte Lobi olfactorii; gerader Vorderrand des Kleinhirns.

Strigiformes: Extreme Breite aller Gehirnabschnitte, besonders des Zwischenhirns, bei gleichzeitigem Auftreten der Grosshirnfurche III und der Vallecula Sylvii.

Psittaciformes: Vorn klaffende Hemisphären, dadurch getrennte Lobi olfactorii; gleichzeitig Grosshirnfurche II und Vallecula Sylvii.

Pelecanidae: Besondere Dorsalfurche längs des Hemisphären-Hinterrandes; Vallecula Sylvii auf die Dorsalseite übergreifend und direkt in Furche II übergehend.

Dagegen erscheint es mindestens als verfrüht, wenn nicht als überhaupt ausgeschlossen, die Formenreihe des Gehirns in eine Anzahl von Typen sondern zu wollen, etwa den einen

Formenkreis um den Typus der *Galliformes* oder der *Columbiformes,* den andern um den der *Anseriformes* als Zentrum zu bilden, einen dritten um die *Passeriformes* herum anzuordnen. Die Bewertung der Unterschiede ist schwierig; für die Gruppierung käme wohl vor allem die Gestalt des Vorderhirns in Betracht, und man könnte an eine Einteilung nach der Furchungsart denken (wir verweisen auf die betreffenden Zusammenstellungen); aber auch sie hat ihre Schwierigkeiten. Man müsste z. B. das Gehirn der *Corvidae* von den übrigen *Passeriformes* trennen, überhaupt öfters die Ordnungen auflösen. Da uns zudem das Material für einen solchen Versuch noch zu wenig umfassend erscheint, begnügen wir uns mit der Hervorhebung einer Anzahl systematisch interessanter Einzeltatsachen.

1. Die *Ratitae* zeigen auch in den Formverhältnissen eine deutliche Trennung von den *Tinamiformes* an; diese haben eine Grosshirnfurche, das Grosshirn der *Ratitae* ist furchenlos; ihre Lobi olfactorii sind basal verwachsen, bei den *Ratitae* stehen sie getrennt; ihr Kleinhirn ist in die Hemisphärenbucht eingeschoben; bei den *Ratitae* berührt es nur mit geradem Vorderrande die Hemisphären. Alle diese Charaktere weisen die *Tinamiformes* in die Nähe der *Galliformes*; ihre heute so sehr betonten Uebereinstimmungen mit den *Ratitae* sind wohl zum guten Teil Konvergenzerscheinungen, hervorgerufen durch die Aehnlichkeit der Lebensweise.

2. Bei den *Cuculiformes* finden sich auch in den Gehirnformen keine Beziehungen zu den *Psittaciformes*, die eine Vereinigung dieser beiden Gruppen (nach GADOW) rechtfertigen würden. Die *Cuculiformes* haben Furche Ib, die *Psittaciformes* Furche II und eine Vallecula Sylvii; auch die übrigen Gehirnabschnitte besitzen starke Differenzen. Von den Ordnungen, denen sie in unserer Indextabelle benachbart sind, unterscheidet sie eine leichte Einbuchtung des Hemisphären-Vorderrandes; hierin könnte eine Beziehung zum Gehirn der *Coraciiformes* und der ihnen benachbarten Gruppen gefunden werden, wo diese Einbuchtung und die Furche Ib häufig ebenfalls vorhanden sind.

3. Unter den *Pelecaniformes* unterscheiden sich die *Sulidae* und die *Pelecanidae* dadurch stark voneinander, dass jene die Furche III, diese Furche II, eine extrem starke Vallecula Sylvii und eine charakteristische Dorsalfurche längs des Hemisphären-Hinterrandes besitzen. Auch Zwischenhirn- und Kleinhirnformen zeigen einige Differenzen. Schätzt man die systematische Bedeutung der Furchungsart hoch ein, so müsste für die zwei Familien wahrscheinlich je eine Unterordnung gebildet werden.

4. Bei den *Ardeiformes* sind die drei vertretenen Unterordnungen durch differente Furchen charakterisiert. Die *Ardeae* haben Furche Ib, die *Ciconiae* Ia und eine Vallecula Sylvii, die *Plataleae (Ibis molucca)* Furche II und die Vallecula. (Die drei seitlichen Ansichten dieser Unterordnungen vertreten übrigens sehr hübsch drei Stufen der Grosshirn-Ueberschiebung).

5. Die bereits durch die Grössenverhältnisse geforderte Trennung der *Accipitriformes* und der *Strigiformes* ist in den Formverhältnissen noch besonders deutlich ausgesprochen. Die *Accipitriformes* zeigen schwach Furche Ia, die *Strigiformes* eine sehr stark ausgeprägte Furche III und eine deutliche Vallecula Sylvii; der Hemisphären-Vorderrand ist bei diesen stark vorgewölbt, bei jenen gerade, der seitliche Vorderhirn-Umriss fast elliptisch, bei den *Accipitriformes* ziemlich spitz oval. Entsprechende deutliche Unterschiede finden sich auch am Zwischenhirn, Kleinhirn und Nachhirn.

6. Die vier vertretenen Unterordnungen der *Coraciiformes* haben alle differente Vorderhirne. Besonders fallen die *Bucerotes* auf durch Furche III und eine schwache Vallecula; die *Halcyones* haben eine Andeutung der Vallecula und hie und da eine leichte Furche Ib, die *Cypseli* eine deutliche Furche Ib, eine Einbuchtung des Vorderrandes, und einen charakteristischen Hinterrand der Hemisphären, die *Upupae* endlich bei ungefurchter Dorsalseite eine starke Vorwölbung des Vorderrandes, ventral eine deutliche Vallecula Sylvii. Auch die übrigen Abschnitte sind in keiner Subordo gleich, sondern zeigen alle bestimmte Besonderheiten.

Die differente Stellung der *Cypselidae* und der *Hirundinidae*

wird durch die Formen des Gehirns besonders deutlich; eine Vergleichung der Figuren weist die *Hirundinidae* ohne weiteres unter die *Passeriformes*, die *Cypselidae* dagegen in den Bereich der *Coraciiformes*.

Ob das Gehirn der *Coraciiformes* Beziehungen zu dem der *Strigiformes* besitzt, ist zweifelhaft. Man könnte auf die *Bucerotes* hinweisen, wo ebenfalls Furche III und Vallecula Sylvii vorhanden sind; aber die Unterschiede der beiden Gruppen an Zwischenhirn, Kleinhirn und Nachhirn sind doch recht beträchtlich.

7. Unter den *Charadriiformes* findet sich in der Familie der *Charadriidae* neben vollständig furchenlosen Gehirnen der ganz eigenartige Furchungstypus von *Scolopax*; vielleicht muss er als Argument gegen eine Ueberschätzung der Furchungsverhältnisse betrachtet werden.

8. *Phœnicopteriformes* und *Anseriformes*, durch die Grössenverhältnisse unmittelbar benachbart, zeigen grosse Uebereinstimmungen der Gehirnform, besonders der Furchung (Furche II mit leichter Fortsetzung bis an die Basis der Lobi olfactorii, starke Vallecula Sylvii); Unterschiede finden sich besonders an der Hypophyse und am Kleinhirn.

9. Die *Strigiformes* und die *Psittaciformes* wurden bereits als ausgezeichnet charakterisierte Gruppen gekennzeichnet.

10. Die *Passeriformes* besitzen in ihren Furchungsverhältnissen merkwürdigerweise Uebereinstimmungen mit den primitivsten *Carinaten*-Ordnungen, den *Tinamiformes* und den *Galliformes* (Furchenlosigkeit oder die Stufen der Furche I); als Zwischenglieder könnten etwa die *Podicipediformes*, sowie die *Lari*- und *Columbiformes* angesprochen werden. Ferner fallen die *Corvidae* gegenüber den übrigen Familien durch eine anders verlaufende Furche (? III) und besonders breite Gehirnform auf.

Die *Laniidae* zeigen in den Gehirnformen wie in den Indexwerten vollkommene Uebereinstimmung mit den übrigen *Passeriformes* (ungefurchtes Grosshirn; Zwischenhirn, Kleinhirn).

11. Die Form des Gehirns der *Piciformes* hat bedeutende

Aehnlichkeiten mit der des *Psittaciformes*-Gehirns (Furche II, Vallecula Sylvii, Ueberschiebungsbild); doch sind die *Psittaciformes* durch die besondere Gestalt der vorderen Hemisphären-Partieen wohl unterschieden. Dagegen ist der Furchungstypus der *Piciformes* ein von dem der *Passeriformes*, mit denen sie öfters in engere Beziehungen gebracht werden, durchaus differenter.

Auf eine Charakteristik der Gehirnformen der einzelnen Ordnungen und Familien in systematischer Reihenfolge glauben wir verzichten zu können; alles Wesentliche ist bereits zur Sprache gelangt oder in den Figuren gegeben.

Zusammenfassung der Resultate.

Die allgemeinen Resultate der Untersuchung sind in kurzen Worten folgende: Die äusseren Formen des Gehirns der Vögel sind im Verhältnis zu denen anderer Vertebratengruppen sehr konstant; in manchen Einzelheiten können sie sich allerdings in ziemlichem Grade modifizieren. Zur Feststellung der Grössenunterschiede der einzelnen Gehirnsabschnitte musste eine exakte Messung die erforderliche Grundlage liefern, die folgendes ergab: die Durchschnittswerte für das Vorderhirn nehmen in einer Reihe fortwährend zu, die mit einigen Umstellungen der systematischen Anordnung von SHARPE entspricht; diejenigen für das Zwischenhirn und vielleicht auch die für das Nachhirn nehmen in ungefähr der gleichen Reihe fortschreitend ab. Die Mittelhirngrösse ist in dieser Anordnung sehr verschieden, ohne dass direkte Erklärungen für ihr Verhalten zu finden wären; die ebenfalls beträchtlich schwankende Grösse des Kleinhirns lässt sich recht gut mit der allgemeinen Bewegungs- resp. Flugfähigkeit des Vogels in Zusammenhang bringen.

Parallel mit dieser Entwicklung geht in der genannten Reihe eine Aenderung der gegenseitigen Lagerung der fünf Gehirnabschnitte. Das Grosshirn legt sich über das Zwischenhirn,

Mittelhirn und Kleinhirn hinüber bis zu einem Grade, der nur bei den höheren Säugetieren übertroffen wird. Die Mittelhirnhügel werden dadurch nach der Ventralseite des Gehirns verlagert und ihre ursprünglich schief gestellte Längsaxe ungefähr in die des Ganzhirns umgelegt. Die Längsaxe des Kleinhirns endlich wird durch die Hemisphären-Ausdehnung aufgerichtet und bedeutend steiler gestellt.

Die Umriss- und Flächenformen des Gehirns sind von dieser Reihe unabhängig; sie können innerhalb einer Ordnung recht beständig sein, in anderen aber stark variieren. Daher bieten sie nur in wenigen Ausnahmefällen Anhaltspunkte zur Charakterisierung des Gehirns einer Vogelgruppe; ebenso erscheint eine einigermassen natürliche Gruppierung der Ordnungen nach den Gehirnformen nahezu unmöglich; auch die Anreihung nach den drei verschiedenen dorsalen Furchen des Grosshirns ergibt eigenartige Zusammenstellungen.

Kann man so eine Entwicklungsreihe des Vogelhirns feststellen, die fortschreitet von niedrigen zu immer höheren Formen, so drängt sich die Frage nach der Stellung dieser Reihe im gesamten Stamme der Vertebraten auf. Da heute kaum mehr Zweifel darüber existieren, dass die Klasse der Vögel an die diapsiden Reptilien, vielleicht an die *Dinosaurier*, anzuschliessen ist, ziehen wir ein Diapsiden-Gehirn, aus technischen Gründen das eines Krokodiliers (*Crocodilus niloticus*), zur Vergleichung bei. Unsere letzten drei Figuren zeigen in gewohnter Ausführung die Gehirne von *Crocodilus*, *Dromaeus* und *Picus* nebeneinander gestellt, ausser dem Reptiliengehirn also eines der niedrigsten und eines der höchsten Vogelgehirne. Ihre Betrachtung lehrt, dass der Unterschied zwischen *Crocodilus* und *Dromaeus* in mancher Beziehung geringer ist als der zwischen *Dromaeus* und *Picus*, und dass morphologisch die Entwicklungsreihe des Vogelhirns mit vollem Recht an das Diapsiden-Gehirn angeschlossen werden darf. Wir belegen diese Ansicht auch mit den Indexwerten der drei Gehirne:

	Vorderhirn-Index	Zwischenhirn-Index	Mittelhirn-Index	Kleinhirn-Index	Nachhirn-Index	Augen-Index
Crocodilus niloticus.	44	16	17	12	35	40
Dromaeus novae hollandiae	58	12	11	25	18	48
Picus viridis	87	9	17	24	18	30
(*Felis domestica*)	78	3	—	17	12	—

Die Differenz zwischen dem Vorderhirnindex von *Crocodilus* und dem von *Dromaeus* beträgt 14, zwischen *Dromaeus* und *Picus* dagegen 29! (Wenn man den höchsten Vorderhirnindex, *Conurus cactorum*, 96, beizieht, erreicht die Differenz innerhalb der Vögel sogar 38!) Die Zwischenhirndifferenz aber ist kleiner in der Vogelreihe; allerdings geben die beiden Vertreter nicht extreme Werte, wie sie etwa die *Columbidae* (16) und die *Corvidae* (7) aufweisen. Wichtig und charakteristisch ist das mächtige Nachhirn von *Crocodilus;* in den Indizes der beiden Vögel kommt zufällig die Nachhirnabnahme der Vogelreihe nicht zum Ausdruck. Der niedrige Kleinhirnwert des Krokodils ist ohne weiteres verständlich. (Der hohe Augenindex ist aus der Relation zwischen Körper-, Gehirn- und Augengrösse zu erklären.)

Als morphologische Hauptcharakteristika des Vogelhirns gegenüber dem der Reptilien sind hervorzuheben: Die mächtige Entwicklung der Grosshirn-Hemisphären in der Vogelreihe; die deutliche Herausbildung der Anfänge eines Schläfenlappens; das Auftreten verschiedener Furchungen; das Vorhandensein einer bestimmten Anzahl von Gyri des Kleinhirns; die relativ geringe Grösse des Nachhirns.

Wir haben in der kleinen Indextabelle in Klammern die Indizes von *Felis domestica* beigefügt. Das Säugetiergehirn hat, wahrscheinlich von einer andern, der Synapsiden-Gruppe unter den Reptilien ausgehend, eine weit höhere Differenzierungsstufe erreicht als das Gehirn der Vögel. Da sind nun die Indexziffern eines seiner Vertreter für uns von grossem Interesse. Ist nämlich unsere Aufstellung einer Entwicklungsreihe des Vogelgehirns richtig, ebenso deren Anschluss an das Gehirn

der Reptilien und seine Begründung, so wird höchst wahrscheinlich eine höhere Entwicklungsstufe des Vertebratengehirns die benutzten morphologischen Merkmale in einer noch weiter gehenden Entwicklungsphase zeigen. Es genügt eine Nachprüfung der gegebenen Indizes: In der Tat entwickelt sich die Grösse der Gehirnabschnitte bei den Säugetieren in der bei den Vögeln aufgefundenen Richtung weiter. Der niedrigste Zwischenhirnindex der Vögel ist 7, *Felis domestica* hat nur 3, der niedrigste Nachhirnindex der Vögel 13, beim Säuger 12. Und auch die Tatsache, dass der Grosshirnindex von *Felix domestica* mit 78 zwar eine hohe Ziffer erreicht, aber von den höchsten Vogelordnungen meistens übertroffen wird, spricht nicht gegen unsere Auffassung; denn die gewaltige Oberflächenvergrösserung des Säugetier-Grosshirns wird nicht durch einfache Grössenzunahme, der wohl im Schädelbau eine bestimmte Grenze gesetzt wäre, sondern auf dem Wege einer weitgehenden und komplizierten Faltung erzielt. So dürfen wir füglich die Indexzahlen als eine Bestätigung unserer Ansichten auffassen.

Ob mit der festgestellten morphologischen Entwicklungsreihe des Gehirns der Vögel eine bestimmt gerichtete Entwicklung der anatomischen und strukturellen Eigenschaften Hand in Hand geht, und in welchen Wechselbeziehungen äussere Form und innerer Bau im einzelnen Falle stehen, das müssen besondere Untersuchungen entscheiden.

Literaturverzeichnis.

Das Literaturverzeichnis macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Ausser den auf das Gehirn bezüglichen Arbeiten sind auch die wichtigsten benutzten systematischen und vergleichend-anatomischen Werke aufgenommen.

Die bisherigen vergleichend-morphologischen Ergebnisse in unserm Sinn sind gering. Zusammenfassungen derselben geben FÜRBRINGER und GADOW, wobei besonders die wichtige

Arbeit von Bumm, *Das Grosshirn der Vögel*, berücksichtigt wird; eine Wiederholung und Kommentierung dieser leicht zugänglichen Darstellungen erschien überflüssig. Die ältere Literatur ist in ausführlicher Weise verarbeitet bei Stieda, Fürbringer und Gadow. Besonders reiche Literaturregister finden sich bei Fürbringer und Johnston.

1. Auerbach, L. *Die Lobi optici der Teleostier und die Vierhügel der höher organisierten Gehirne.* Morpholog. Jahrbuch, Bd. 14, 1888.
2. Beddard, Frank E. *The structure and classification of Birds.* London 1898.
3. Boyce and Warrington. *Observations on the Anatomy, Physiology and Degenerations of the nervous System of the Bird.* Philosophical Transactions of the Royal Society. Series B, Vol. 191, 1899.
4. Brandis. *Untersuchungen über das Gehirn der Vögel.* Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 41, 42, 43, 44. 1893-95.
5. Braun, M. *Aus der Entwicklung des Wellenpapageis.* Verhdl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, Bd. 15, H. 4, 1882.
6. Bumm, A. *Das Grosshirn der Vögel.* Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 38, 1883.
7. Burdach. *Vom Bau und Leben des Gehirns.* Leipzig 1819.
8. Catalogue of the Birds in the British Museum. London 1875-97.
9. Edinger. *Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane.* 2 Bde. 1904-1908.
10. Edinger. *Einführung in die Lehre vom Bau und den Verrichtungen des Nervensystems.* 1909.
11. Edinger. *Untersuchungen über die vergl. Anatomie des Gehirns : Das Zwischenhirn der Reptilien.* Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. in Frankfurt a/M., Bd. 18, 1892.
12. Edinger. *Untersuchungen über die vergl. Anatomie des Gehirns, II: Das Zwischenhirn.* Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. 20, 1899.
13. Edinger und Wallenberg. *Untersuchungen über das Gehirn der Tauben.* Anat. Anzeiger Bd. 15, 1899.
14. Edinger. *Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel.* Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. 20, H. 4, 1903.

15. Fürbringer, M. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Amsterdam 1888.

16. Gadow, H. *Vögel.* In : Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 6. Bd., 4. Abteilung. Leipzig 1891.

17. Gage, Susanna Phelps. *Notes on the Chick's Brain.* Proc. Amer. Ass. Adv. Sc. 48 th Meet. 1899.

18. Gegenbaur, C. *Vergl. Anatomie d. Wirbeltiere mit Berücksichtigung d. Wirbellosen.* 2 Bde. 1898, 1901.

19. Van Gehuchten, A. *La structure des lobes optiques chez l'embryon du Poulet.* La Cellule, Tome 8, 1892.

20. Haller, B. *Lehrbuch d. vergl. Anatomie.* Zweite Lieferung, Jena 1904.

21. Henrich, G. *Untersuchungen über die Anlage des Grosshirns beim Hühnchen.* Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. und Physiol. in München, 1897.

22. Hertwig, O. *Handbuch der vergl. und exper. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere.* Bd. 2, 3. Teil. Jena 1906.

23. Hertwig, O. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere.* Jena 1910.

24. His, W. *Zur Morphologie des Gehirns.* Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte 1892.

25. His, W. *Ueber das frontale Ende des Gehirnrohrs.* Arch. f. Anatomie und Physiologie, Anat. Abt. 1893.

26. Johnston, J.-B. *The Central Nervous System of Vertebrates.* Ergebnisse und Fortschritte d. Zoologie, (herausg. v. Spengel) Bd. 2, 1910.

27. Kalischer, O. *Weitere Mitteilungen zur Grosshirnlokalisation bei den Vögeln.* Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin, 1. Halbband, 1901.

28. Kamon. *Zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns des Hühnchens.* Anatom. Hefte 92. 30. Bd. 1906.

29. Kölliker, A. *Handbuch der Gewebelehre* Bd. 5, 2. 1896.

30. Leuret et Gratiolet. *Anatomie comparée du système nerveux considéré dans ses rapports avec l'intelligence.* 2 vol. et atlas. Paris 1839-57. Tome 1, par Leuret.

31. Livini. *Formazioni nella volta del proencephalo in alcuni uccelli.* Arch. italiano di Anat. e di Embryol. Vol. 5. 1906.

32. Locy, A. *Accessory Optic Vesicles in the Chick Embryo.* Anat. Anzeiger, 14. Bd. 1897.

33. Meckel, A. *Anatomie des Gehirns der Vögel.* Deutsches Archiv f. Physiol. 1816.

34. Münzer und Wiener. *Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems der Taube.* Monatsschrift für Psychiatrie und Neurologie, Bd. 3-4, 1898.

35. Neumann, F. *Zur Anatomie des Haubenhuhnkopfes.* Inaug. Diss. Zürich 1914.

36. Newton, A. *A Dictionary of Birds.* London 1896.

37. Pycraft W. P., *Osteology of Birds.* Proc. Zool. Soc. London, 1898

38. Rabl, C. *Bemerkungen über die Segmentierung des Gehirns.* Zool. Anzeiger, Bd. 8, 1885.

39. Ramon y Cajal, S. *Sur la fine structure du lobe optique des Oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques.* Journ. internat. d'Anatomie et de Physiol. Vol. 5, pt. 8, 1891.

40. Ramon y Cajal, S. *Estructura del lobula optico de las aves y origen de los nervos opticos.* Revista trimestral de Histologia normal y patologica; Anno I, 1889.

41. Ramon y Cajal, S. *Centros opticos de las aves.* Revista trimestral micrografica, Vol. 3, 1898.

42. Reichenow, A. *Die Vögel. Handbuch der systematischen Ornithologie.* Stuttgart 1914.

43. Reisinger, L. *Das Kleinhirn der Hausvögel.* Zool. Anzeiger, 1916.

44. Ris, F. *Ueber den Bau des Lobus opticus der Vögel.* Arch. f. mikroskop. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 53, 1899.

45. Rose, M. *Ueber die zytoarchitektonische Gliederung des Vorderhirns der Vögel.* Journal f. Psychologie und Neurologie, Bd. 21, Ergänzungsheft 1, Juni 1914.

46. Schimkewitsch, W. *Lehrbuch d. vergleich. Anatomie der Wirbeltiere.* 7. Auflage. 1909.

47. Schulgin, M.-A. *Die Lobi optici der Vögel.* Zool. Anzeiger Bd. 4, 1881.

48. Schulgin, M.-A., *Phylogenesis des Vogelhirns.* Diss. Jena 1885.

49. Serres, E.-R.-A. *Anatomie comparée du cerveau dans les quatre classes des animaux vertébrés.* Paris 1824.

50. Sharpe, R. Bowdler. *A Hand-list of the Genera and Species of Birds.* (Nomenklator avium tum fossilium tum viventium). London 1899-1909.

51. Shimazono. *Das Kleinhirn der Vögel.* Archiv f. mikroskop. Anatomie. Abt. 1, 1912.
52. Singer und Münzer. *Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems.* Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Klasse, Bd. 57, 1890.
53. Stieda, L. *Studien über das zentrale Nervensystem der Vögel und Säugetiere.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 19, 1869.
54. Studer, Th. und von Burg, G. *Verzeichnis der schweizerischen Vögel und ihrer Verbreitungsgebiete.* Bern 1916.
55. Tiedemann, Fr. *Anatomie und Naturgeschichte der Vögel.* 2 Bde. Heidelberg 1810.
56. Tiedemann, Fr. *Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns.* Nürnberg 1816.
57. Treviranus, G.-R. *Untersuchungen über den Bau und die Funktionen des Gehirns.* Bremen 1820.
58. Turner. *Morphology of the avian brain.* Journal of comparat. Neurology. Vol. 1, London 1907.
59. Voelcker, O. *Ueber eine proximal von der Epiphyse am Zwischenhirndach auftretende Ausstülpung bei den Embryonen von Larus ridibundus.* Anatom. Anzeiger Bd. 33, 1908.
60. Wallenberg, A. *Das mediale Opticusbündel der Taube.* Neurolog. Zentralblatt 1898, Nr. 12.
61. Wiedersheim, R. *Vergleichende Anatomie d. Wirbeltiere.* 7. Auflage, 1909.
62. von Zittel, K.-A. *Grundzüge d. Paläozoologie,* Bd. 2, *Vertebrata.* 2. Auflage, 1911.

Besprechung der Tafeln.

Fig. 5—36 führen die von uns aufgestellte Entwicklungsreihe des Vogelhirns vor. Aus jeder Ordnung ist ein typisches Gehirn gewählt, das meistens ungefähr die gefundenen Mittelwerte der Ordnung repräsentiert. Umfasst eine Ordnung mehrere Unterordnungen, wie die *Pelecaniformes*, *Ardeiformes, Coraciiformes* und *Passeriformes,* so ist jede Unterordnung durch ein Gehirn vertreten; die umfangreiche Reihe der *Passeriformes* ist durch *Megarhynchus, Turdus, Fringilla, Corvus* dargestellt. Die Anordnung der Figuren folgt unseren Mittelwerts-Tabellen für die Ordnungen und Familien, also vor allem den Vorderhirn-Indizes; nur bei den *Passeriformes* findet sich eine Abweichung, indem, der gewählten Arten wegen, die *Corvidae* über die *Fringillidae* zu stehen kommen.

Fig. 37—39 illustrieren bestimmte Stellen des Textes; *Scolopax rusticola* zeigt einen besonderen Typus der Furchung, *Hirundo rustica* und *Lanius excubitor* geben Vergleichsfiguren zu den *Cypseli* und den *Accipitriformes.*

Fig. 40—42 resümieren in der Nebeneinanderstellung von *Crocodilus niloticus, Dromaeus novae hollandiae* und *Picus viridis* die Entwicklung des Vogelhirns und illustrieren die Frage seines morphologischen Anschlusses an das Reptiliengehirn, wie beides in der «Zusammenfassung der Resultate» erörtert wird.

Fig. 5—42 sind einfache, in Einzelheiten leicht schematisierte Umrisszeichnungen in genauen natürlichen Grössenverhältnissen. Da zahlreiche Gehirne etwas beschädigt sind und der durch den Moment der Fixierung bedingte Erhaltungszustand ein recht ungleicher ist, war der Verzicht auf Schattierungen geboten; aus dem gleichen Grunde wurde auf die Beigabe von

Photographien verzichtet. Unsere drei senkrecht zu einander orientierten, sich ergänzenden Umrissfiguren sichern eine durchaus gleichmässige Wiedergabe der Gehirne. Kleine Inkonsequenzen in der Orientierung der Ventral- und der Dorsalfigur, deren Umrisse sich eigentlich stets genau decken sollten, dienen zur Verdeutlichung bestimmter Einzelheiten. Die Wiedergabe des Zwischenhirns ist je nach der Länge der erhalten gebliebenen Opticus-Stücke etwas verschieden; ebenso ist die Abgangsrichtung der Medulla spinalis recht verschieden, was jedoch ausschliesslich von den Umständen der Präparation und der Konservierung abhängig sein dürfte.

Mit dieser Figurenreihe dürften alle Erörterungen genügend illustriert sein; eine Wiedergabe aller Gehirne hätte zu viel Gleichartiges und Unwesentliches in die Reihe eingeschoben.

INHALTS-UEBERSICHT
